

SOCIETAS PRO FAUNA ET FLORA FENNICA

ACTA
ZOOLOGICA FENNICA

54

HELSINGFORSIAE 1948

ACTA ZOOLOGICA FENNICA 54
EDIDIT
SOCIETAS PRO FAUNA ET FLORA FENNICA

CHROMOSOMENSTUDIEN AN ARANEEN

MIT BESONDERER BERÜCKSICHTIGUNG DER
GESCHLECHTSCHROMOSOMEN

VON

WALTER HACKMAN

MIT 2 TABELLEN, 1 DIAGRAMM UND 13 TAFELN

With an English summary

HELSINGFORSIAE 1948

Inhalt.

	Seite
Vorwort	4
I. Einleitung	5
II. Material und Methoden	7
III. Die Chromosomenverhältnisse der untersuchten Arten	13
1. Lycosidae	13
2. Pisauridae	24
3. Oxyopidae	25
4. Agalenidae	26
5. Argyronetidae	29
6. Therididae	30
7. Linyphiidae	32
8. Micryphantidae	33
9. Argiopidae	34
10. Tetragnathidae	38
11. Drassidae	39
12. Clubionidae	40
13. Anyphaenidae	41
14. Sparassidae	42
15. Xysticidae	43
16. Philodromidae	45
17. Salticidae	47
18. Dictynidae	49
IV. Diskussion	55
1. Die Chromosomenzahlen und die Chromosomenmorphologie der Spinnen ...	55
2. Bemerkungen über die Meiose der Spinnen	60
3. Das Verhalten der Geschlechtschromosomen	64
4. Die Phylogenese der Geschlechtschromosomen der Spinnen	70
V. Zusammenfassung der Ergebnisse	72
VI. Summary	74
Literatur	77
Tafelerklärungen	80

Vorwort.

Die vorliegende Arbeit ist hauptsächlich in den Jahren 1945—47 im Genetischen Institut der Universität in Helsingfors (Helsinki) ausgeführt worden. Ich begann zwar meine Untersuchung schon im Frühling 1941, durch den erneuten Kriegsausbruch wurde die Arbeit für längere Zeit unterbrochen, und ich konnte mich während der Kriegsjahre nur einige wenige Monate anlässlich einesurlaubes meinen Chromosomenstudien widmen.

Meinem verehrten Lehrer in Genetik und Zytologie, Herrn Professor HARRY FEDERLEY, der mit Interesse meine Arbeit verfolgt hat und sie durch viele wertvolle Hinweise, Ratschläge und durch seine Kritik gefördert hat, spreche ich meinen tief gefühlten Dank aus.

Besonders will ich auch dem Assistenten des Genetischen Instituts, Herrn Dozent ESKO SUOMALAINEN danken, der mir die Arbeit in bezug auf Methodik und Literatur wesentlich erleichtert und mir mit Ratschlägen in Chromosomenfragen beigestanden hat.

In Dankbarkeit erwähne ich ferner Herrn Professor HOLGER KLINGSTEDT (†) und Herrn Dozent TARVO OKSALA, mit denen ich während meiner Arbeit unzählige Male verschiedene zytologische Probleme habe diskutieren dürfen und die mich lebenswürdigst in viele Fragen der Chromosomenforschung eingeführt haben.

Herrn Professor PONTUS PALMGREN, der mir die Anregung gab, die Spinnen als Objekt meiner Untersuchungen zu wählen, mir auch die nötige Artkenntnis beibrachte und mir beim Einsammeln des Materials wichtige Fingerweise gab, spreche ich meinen herzlichsten Dank aus.

Dank dem freundlichen Entgegenkommen von Herrn Professor ALEX. LUTHER erhielt ich die Gelegenheit, während der Sommer 1945—47 an der Zoologischen Station in Tvärminne den grössten Teil des Materials einzusammeln und zu fixieren.

Für einige im vorliegenden Zusammenhang wertvolle mikrotechnische Anleitungen bin ich Herrn Mag. phil. OSMO TUURALA sehr dankbar.

I. Einleitung.

Die eigentlichen Spinnen, die Araneen, sind in zytologischer Hinsicht darum besonders interessant, weil bei ihnen ein sonst im Tierreich seltener Mechanismus der Geschlechtsbestimmung ganz allgemein vorkommt.

Das heterogametische Geschlecht, bei den Spinnen das Männchen, hat zwei X-Chromosomen, X_1 und X_2 , die bei der ersten Reifeteilung in dieselbe Tochterzelle gelangen. Bei der zweiten Reifeteilung werden sie äquationell geteilt. Es entstehen Spermien mit zwei X-Chromosomen und solche ohne Geschlechtschromosomen. Der Mechanismus ist also vom Typus X_1X_2 oder, wenn man besonders hervorheben will, dass Y-Chromosomen im System nicht vorkommen, X_1X_2O . Bei einem solchen Mechanismus sind im Soma des homogametischen Geschlechts vier X-Chromosomen vorhanden.

Ausser bei den Spinnen kommt der X_1X_2 -Mechanismus bei folgenden Tieren vor (vgl. REUTER 1930, p. 96—100; WHITE 1940, p. 306—307; 1945, p. 262—265):

Platyhelminthes:	Schistosomum haematobium	(LINDNER 1914)
Nematoda:	Belascaris triquetra	(WALTON 1924)
	Ganguleterakis spinosa	(WALTON 1924)
Apterygogenea:	Lepisma domestica	(CHARLTON 1921, PERROT 1933)
Insecta:		
Plecoptera:	Perla marginata	(JUNKER 1923)
	Perla cephalotes	(MATTHEY 1946b)
	Isogenus spp.	(MATTHEY 1946a)
Coleoptera:	Cicindela spp.	(GOLDSMITH 1919)
Hemiptera:	Syromastes marginatus	(GROSS 1904, WILSON 1909a, b)
	Stomaphis yanois	(HONDA 1921)
	Phylloxera spp.	(MORGAN 1909)

(Einige zweifelhafte Fälle sind hier nicht beachtet worden.)

Der X_1X_2 -Mechanismus ist bei den Spinnen von früheren Autoren ziemlich oberflächlich untersucht worden. Ich habe deshalb in vorliegender Arbeit das Verhalten der Geschlechtschromosomen besonders berücksichtigt und auch die bei den Spinnen sehr vernachlässigte Ovogenese untersucht.

Schon CARNOY studierte die Spermatogenese bei Spinnen, aber seine Arbeit »La cytodierèse chez les arthropodes» (1885), wo auch Spinnen be-

handelt werden, hat für uns lediglich historisches Interesse. Dasselbe kann auch von den Arbeiten WAGNERS (1896 a, b) und BÖSENBERGS (1904) gesagt werden, die ebenfalls sehr veraltet sind und hauptsächlich die Spermiogonogenese behandeln. WAGNER (1896 b) bildet zwar einige meiotische Prophasestadien ab, hat sie aber nicht richtig deuten können.

Im Anfang dieses Jahrhunderts, als speziell die Arthropoden das Objekt zahlreicher genetisch-zytologischer Studien bildeten, wurden auch einige grundlegende Arbeiten über die Spermatogenese der Spinnen ausgeführt. WALLACE (1900, 1905, 1909) untersuchte *Agalena naevia*, MONTGOMERY (1905) *Lycosa insopita* und BERRY (1906) *Aranea sericata* (*Epeira scolopetaria*). Schon aus diesen Arbeiten ging hervor, dass die sog. »odd chromosomes« m.a.W. die X-Chromosomen beim Männchen hier in der Zweizahl vorhanden sind. BERRY (*op.c.*) leitete jedoch die zwei Chromosomen von nur einem spermatogonialen Chromosom ab. Im Jahre 1914 publizierte PAINTER eine grössere Arbeit, wo die Spermatogenese von dreizehn Spinnenarten, jede eine Familie vertretend, behandelt wird. PAINTER gibt für sämtliche Arten zwei X-Chromosomen an, die er von zwei spermatogonialen Chromosomen ableitete. Nachdem PAINTER seine Arbeit veröffentlichte, haben nur wenige Zytologen den Spinnen ihre Aufmerksamkeit geschenkt. WARREN (1925, 1928, 1930) hat zwar die Spermatogenese bei zahlreichen südafrikanischen Spinnen untersucht, seine Angaben sind aber sehr merkwürdig und er hat offenbar seine Präparate unrichtig gedeutet (vgl. KING 1925, HARD 1939). Warren behauptet sogar, dass die Spermien hauptsächlich amitotisch entstehen. Die Abbildungen in seinen Arbeiten geben kein klares Bild der Chromosomenverhältnisse der untersuchten Arten.

Im Jahre 1925 erschien eine Arbeit von SOKOLSKA über die Geschlechtschromosomen einer Hausspinne, *Tegenaria derhami*? (*T. domestica*), bei welcher Art drei X-Chromosomen im männlichen Geschlecht gefunden wurden. *Tegenaria*-Arten sind auch in den letzten Jahren von dem englischen Zytologen REVELL¹⁾ untersucht worden (DARLINGTON 1945). Die Chromosomenverhältnisse einiger amerikanischen Lycosiden werden von CHICKERING und HARD 1935 (zitiert nach Zool. Bericht 1938, Bd. 45, p. 399) kurz beschrieben. Der Mechanismus der Geschlechtsbestimmung wird aber hier nicht klargelegt. HARD hat später (1939) eine dieser Lycosiden erneut untersucht und bei ihr den X_1X_2 -Typus festgestellt. Diese Arbeit Hards ist die erste, wo die Zytologie der Spinnen nach modernen Gesichtspunkten behandelt wird.

Alle bisher erwähnten Arbeiten haben die Spermatogenese behandelt.

¹⁾ Die im Dezember 1947 erschienene sehr verdienstvolle Arbeit S. H. REVELLS, Controlled x-segregation at meiosis in *Tegenaria*, Heredity (London), 1: 337—347, erhielt ich so spät, dass sie hier leider nicht beachtet werden konnte. Die Angaben über die Untersuchungen Revells sind nach DARLINGTON (1945) zitiert.

Das Studium der Ovogenese bei den Spinnen ist mit beträchtlichen technischen Schwierigkeiten verbunden, die die Zytologen wahrscheinlich abgeschreckt haben. Die Wachstumsvorgänge der Ovozyten wurden bei einigen Spinnen zwar schon im vorigen Jahrhundert von BALBIANI (1873) und VAN BAMBEKE (1897) untersucht, jedoch ohne Rücksicht auf Chromosomenfragen. Dasselbe gilt auch für die viel späteren Arbeiten von WARREN (1926, 1929) und KOCH (1929). Nur MONTGOMERY (1908) hat die Chromosomenverhältnisse in den Reifeteilungen des Eies untersucht, und zwar bei der kosmopolitischen Gewächshausspinne *Theridium tepidariorum*. Er erwähnt aber nichts von den Geschlechtschromosomen. WALLACE (1909) hat junge Ovozyten (im Pachytänstadium) von *Agalena naevia* studiert und nimmt an, da keine heteropyknotischen Chromosomen hier vorhanden sind, dass die X-Chromosomen beim Spinnenweibchen ganz fehlen.

WHITE (1940) hat in einem Aufsatz über multiple Geschlechtschromosomen auch den Spinnen einen Abschnitt gewidmet (vgl. auch WHITE 1945), wo er die Möglichkeit betont, dass bei den Spinnen X_1 und X_2 homolog und der Mechanismus vom uniken Typus $XX:XXXX$ wäre. Dies hat mich angeregt, besonders die Frage der eventuellen Homologie zu studieren und das Verhalten der X-Chromosomen während der Meiose bei vielen verschiedenen Spinnenarten zu vergleichen.

II. Material und Methoden.

Um auch eventuelle abweichende Chromosomenverhältnisse zu finden, habe ich die Spermatogenese von insgesamt 69 finnischen Spinnenarten aus 18 verschiedenen Familien untersucht (Tabelle I). Die meisten Arten sind im Material nur durch wenige Individuen vertreten. Eine geringe Anzahl untersuchter Individuen ist nämlich in vielen Fällen schon hinreichend gewesen, die Chromosomenzahl und diejenigen Stadien der Meiose, die im vorliegenden Zusammenhang von speziellem Interesse sind, klarzulegen. Zum eingehenderen Studium des gesamten Verlaufs der Spermatogenese habe ich die Lycoside *Trochosa ruricola* gewählt, da diese Art wegen ihrer ziemlich grossen Chromosomen ein vorteilhaftes Objekt darstellt. 8 ♂♂ wurden untersucht. Von der selben Art habe ich versucht, ein möglichst vollständiges Bild der Ovogenese zu erhalten. Gewisse Lücken sind jedoch mit entsprechenden Stadien einer anderen Lycoside, *Lycosa fluviatilis*, ausgefüllt worden. Einzelne Ovogenesestadien, hauptsächlich die Metaphase der ersten Reifeteilung, habe ich bei 11 anderen Spinnenarten aus 8 Familien untersucht.

Mein Material stammt hauptsächlich aus der Nähe der Zoologischen Station in Tvärminne (Prov. N) ist aber zum Teil auch in den Umgebungen

von Helsingfors, bei Borgå (N), in Sibbo: Kitö (N), bei Heinola (Ta) und in Jyväskylä (Tb) eingesammelt worden.

Zur Untersuchung der Spermatogenese habe ich subadulte Männchen fixiert, denn im Stadium vor der letzten Häutung kann man oft sogar in demselben Individuum alle Stadien von der letzten Spermatogonienteilung bis zum fertigen Spermium finden. Von der Mehrzahl der hier untersuchten Spinnen erhält man im Frühjahr und Vorsommer die geeigneten Stadien, doch kann auch im Spätsommer und Herbst von manchen Arten verwendbares Material eingesammelt werden. Viele Argiopiden und Linyphiiden werden im Spätsommer reif. Bei einigen Spinnen (z. B. *Tibellus oblongus*, *Misumena vatia*) entwickeln sich die Spermatozyten in der Regel vor der Überwinterung nur bis zum älteren Pachytän, und die folgenden Stadien der Meiose sind dann erst im Frühling zu finden. Die geeigneten Termini werden in den Abschnitten über die verschiedenen Spinnenfamilien näher besprochen, dieselben gehen aber aus dem hier eingeschalteten Verzeichnis des Materials (Tabelle I) schon in grossen Zügen hervor. In PALMGRENS (1939, 1943) systematischen Arbeiten über einige Spinnenfamilien findet man auch Angaben über die Zeit der Reife bei den finnischen Arten.

Tabelle I. Das Material.

	G.	Anzahl Individ.	Stadium	Monat	Ort
<i>Theridiidae</i>					
<i>Theridium tepidarium</i> C. L. Koch	♂	6	ad.	VIII	Hangö, Gewächshaus
<i>Steatoda bipunctata</i> L.	♂	4	subad.	VIII	Tvärminne
<i>Linyphiidae</i>					
<i>Leptyphanthes minutus</i> Blackw. ...	♂	3	ad.	VIII	Ekenäs, Gullö
<i>Drapetisca socialis</i> Sund.	♂	3	subad.	VIII	Tvärminne
<i>Linyphia resupina domestica</i> Deg.	♂	2	"	VIII	Hangö
" sp.	♂	3	"	VIII	Tvärminne
<i>Micryphantidae</i>					
<i>Gongylidium rufipes</i> Sund.	♂	2	"	VI	"
<i>Argiopidae</i>					
<i>Meta reticulata</i> L.	♂	2	"	VII	"
<i>Aranea angulata</i> L. (?)	♂	1	"	V	Grankulla (pr. Helsingfors)
" " " "	♀	1	juv.	V	—
" <i>sexpunctata</i> L.	♂	1	ad.	VIII	Tvärminne
" <i>dumetorum</i> Vill.	♂	5	ad. & subad.	VI	"
" " " "	♂	5	"	VIII	"
" " " "	♀	2	ad.	VIII	"

	G.	An- zahl Indi- vid.	Stadium	Monat	Ort
<i>Aranea foliata</i> Fourcr.	♂	1	subad.	VIII	Täcktom (pr. Hangö)
» » »	♂	1	ad.	VIII	Tvärminne
» » »	♂	2	subad.	VI	»
» <i>diademata</i> L.	♂	2	ad.	VIII	»
» » »	♀	1	»	IX	»
» <i>cucurbitina</i> L.	♂	2	subad.	VI	»
<i>Zilla stroemi</i> Thor.	♂	4	»	VI	»
<i>Tetragnathidae</i>					
<i>Tetragnatha extensa</i> L.	♂	3	»	VI	»
» sp.	♂	1	»	VI	»
<i>Agalenidae</i>					
<i>Tegenaria derhami</i> Scop.	♂	3	»	VI	»
» » »	♂	1	»	V	Grankulla
» » »	♂	1	ad.	IX	Helsingfors
<i>Hahnina nava</i> Blackw.	♂	1	subad.	VII	Tvärminne
» » »	♂	1	ad.	VI	»
» » »	♂	1	»	VIII	Heinola
» » »	♀	1	»	VII	Tvärminne
<i>Argyronetidae</i>					
<i>Argyroneta aquatica</i> L.	♂	1	subad.	VII	»
<i>Pisauridae</i>					
<i>Pisaura listeri</i> Scop.	♂	1	juv.	VIII	»
» » »	♂	2	ad.	VI	Borgå
» » »	♀	2	»	VII	Grankulla
<i>Dolomedes fimbriatus</i> L.	♂	1	»	V	Tvärminne
» » »	♂	1	»	V	Tuusula
<i>Lycosidae</i>					
<i>Tarentula pulverulenta</i> Cl.	♂	3	»	V	Helsingfors
» <i>aculeata</i> Cl.	♂	1	»	V	»
» » »	♂	1	»	IV	Grankulla
<i>Xerolycosa nemoralis</i> West.	♂	3	»	IV	Helsingfors
» <i>miniata</i> C. L. Koch ...	♂	3	subad.	VIII	Tvärminne
<i>Lycosa saccata</i> L.	♂	3	ad.	V	Helsingfors
» » »	♂	2	subad.	X	»
» » »	♂	1	»	VIII	Tvärminne
» » »	♀	3	ad.	VI	Helsingfors
» <i>paludicola</i> Cl.	♂	1	subad.	X	»
» » »	♂	2	ad.	V	»
» » »	♀	4	»	V	»
» » »			abgel. Eier	V	»

	G.	An- zahl Indi- vid.	Stadium	Monat	Ort
<i>Lycosa fluviatilis</i> Blackw.	♂	3	ad.	VI	Helsingfors
» » »	♂	2	»	VI	Tvärminne
» » »	♀	1	juv.	VIII	»
» » »	♀	4	ad.	VI	Helsingfors
» » »			abgel. Eier	VI	»
» <i>monticola</i> Cl.	♂	2	subad.	V	Helsingfors
» »	♂	1	ad.	VI	Tvärminne
» <i>tarsalis</i> Thor.	♂	1	»	VI	»
» <i>pullata</i> Cl.	♂	1	»	VI	»
» <i>riparia</i> C. L. Koch			abgel. Eier	VI	»
<i>Trochosa ruricola</i> De Geer	♂	7	subad.	VIII	»
» » »	♂	1	juv.	VIII	»
» » »	♀	4	»	VIII	»
» » »	♀	4	subad.	VIII	»
» » »	♀	10	ad.	VI	»
» » »	♀	3	»	VI	Sibbo
» » »			abgel. Eier	VI	»
» <i>spinipalpis</i> Cambr.	♂	1	ad.	V	Tuusula
<i>Arctosa leopardus</i> Sund.	♂	2	»	VI	Tvärminne
» »	♀	1	»	VI	»
» <i>alpigena</i> Dol.	♂	1	subad.	VIII	Täcktom
<i>Pirata piscatorius</i> Oliv.	♂	1	»	VIII	Tvärminne
» <i>piraticus</i> Oliv.	♂	3	»	VIII	»
» »	♂	2	ad.	V	Helsingfors
» <i>uliginosus</i> Thor.	♂	1	subad.	VIII	Tvärminne
<i>Oxyopidae</i>					
<i>Oxyopes ramosus</i> Panz.	♂	1	juv.	VII	Grankulla
» » »	♂	3	subad.	VIII	Täcktom
» » »	♂	2	»	IX	Tvärminne
» » »	♂	1	»	II	Grankulla
» » »	♂	3	ad.	V	»
» » »	♂	2	»	VI	Helsingfors
» » »	♀	1	»	VI	»
<i>Drassidae</i>					
<i>Callilepis nocturna</i> L.	♂	1	»	VI	Tvärminne
<i>Berlandina cinerea</i> Mg.	♂	1	subad.	VIII	»
<i>Drassodes lapidosus</i> Walck.	♂	1	ad.	VI	»
» » »	♀	1	»	VI	»
<i>Haplodrassus cognatus</i> Walck. ...	♂	1	»	V	Grankulla
<i>Gnaphosa muscorum</i> C. L. Koch .	♂	1	»	VI	Tvärminne
<i>Zelotes subterraneus</i> C. L. Koch ...	♂	2	»	VI	»
<i>Poecilochroa variana</i> C. L. Koch .	♂	1	»	VI	»

	G.	An- zahl Indi- vid.	Stadium	Monat	Ort
<i>Clubionidae</i>					
<i>Clubiona holosericea</i> L.	♂	1	subad.	VIII	Tvärminne
» <i>phragmitidis</i> C. L. Koch .	♂	1	ad.	VIII	»
» » »	♀	1	»	VIII	»
» <i>subsultans</i> Thor.	♂	1	subad.	VIII	»
<i>Micaria decorata</i> Tullgr.	♂	1	ad.	VI	»
» » »	♂	1	»	VI	Sibbo
<i>Anyphaenidae</i>					
<i>Anyphaena accentuata</i> Walck. ...	♂	4	»	VIII	Ekenäs, Gullö
» » »	♀	2	»	VI	Tvärminne
<i>Sparassidae</i>					
<i>Micrommata viridissima</i> De Geer ...	♂	1	subad.	VIII	»
» » »	♀	1	ad.	VI	»
<i>Xysticidae</i>					
<i>Xysticus viaticus</i> L.	♂	4	subad.	VIII	Tvärminne
» »	♂	1	»	VIII	Ekenäs, Gullö
» <i>ulmi</i> Hahn	♂	8	»	VIII	Tvärminne
» »	♀	1	ad.	VI	»
<i>Misumena vatia</i> L.	♂	2	subad.	VIII	»
» »	♂	1	ad.	VI	»
» »	♀	2	»	VI	»
<i>Philodromidae</i>					
<i>Philodromus laevipes</i> L.	♂	1	subad.	IX	Helsingfors
» <i>emarginatus</i> Schrk. .	♂	2	»	V	»
» <i>aureolus</i> Oliv.	♂	4	»	VI	Tvärminne
» » »	♂	1	»	VIII	»
» » »	♀	3	ad.	VI	Jyväskylä
» <i>histrion</i> Latr.	♂	6	juv.	IX	Lappvik
<i>Thanatus formicinus</i> Oliv.	♂	1	subad.	VIII	Heinola
<i>Tibellus oblongus</i> Walck.	♂	3	»	VIII	Tvärminne
» » »	♂	2	ad.	VI	»
<i>Salticidae</i>					
<i>Myrmarachne formicaria</i> De Geer .	♂	4	»	VI	»
» » » »	♂	1	»	VIII	»
» » » »	♂	1	subad.	VIII	»
<i>Sitticus terebratus</i> Cl.	♂	1	»	VIII	Heinola
<i>Pseudicius encarpatus</i> Walck. ...	♂	1	»	VIII	Tvärminne
<i>Salticus scenicus</i> L.	♂	2	ad.	V	Helsingfors
<i>Dendryphantès rudis</i> Sund.	♂	1	subad.	VIII	Tvärminne
<i>Evarcha falcata</i> Cl.	♂	4	»	VI	»
<i>Dictynidae</i>					
<i>Dictyna arundinacea</i> L.	♂	3	»	VIII	»
» »	♂	2	»	VI	»

Das Studium der Ovogenese ist mit viel Mühe verbunden. Um Stadien von Ovogonien bis zum Pachytän zu erhalten, fixiert man am besten ganz junge Spinnen. Bei *Trochosa ruricola* habe ich diese jungen Stadien zehn bis vierzehn Tage, nachdem die kleinen Jungen den Rücken des Muttertieres verlassen haben, fixiert. Die Jungen wurden mit Chironomiden gefüttert und nur die grössten Individuen für die Untersuchung genommen. In halberwachsenen Spinnenweibchen findet man selten im Ovarium jüngere Ovogenesestadien, hauptsächlich nur wachsende Ovozyten, die für diese Arbeit von geringem Interesse sind. Bei adulten Weibchen mit maximal aufgeschwollenem Abdomen ist es möglich, die Stadien vom älteren Diplotän bis zur Metaphase der ersten Reifeteilung zu finden. In den meisten Fällen erhält man die erwähnte Metaphase, die wahrscheinlich mehrere Tage lang dauert. Um die zweite Reifeteilung zu untersuchen, muss man die Eier sehr bald nach der Eiablage fixieren, bei *Lycosa fluvialis* nach 10—15 Minuten. Ich habe auch ältere Eier zur Untersuchung mitotischer Teilungen fixiert.

Beim Fixieren der Ovozyten, älterer Eier und ganz kleiner Spinnen *in toto* habe ich die Fixiergemische CARNOY und BOUIN-DUBOSCQ-BRASIL verwendet. Zum Studium der Spermatogenese habe ich auch bei grösseren Spinnen nicht die farblosen dünnen schlauchförmigen Testes herauspräpariert, sondern das ganze Abdomen ins Fixiergemisch gebracht. Man muss jedoch erst das Abdomen aufschneiden, um das Eindringen des Fixiermittels zu erleichtern. Das weiche Chitin des Abdomens bereitet beim Anfertigen der Schnittpräparate keine besonderen Schwierigkeiten. Ich habe mehrere Fixiergemische geprüft; die besten Resultate ergeben sich mit BOUIN-ALLENBAUER und den Chrom-Formol-Essigsäure-Gemischen (SANFELICE, NAWASCHIN, RANDOLPH). Das Gemisch Bouin-Allen-Bauer wird auch von HARD (1939) zur Fixierung der Spinnentestes empfohlen. Als Intermedium beim Einbetten in Paraffin habe ich im allgemeinen Butylalkohol verwendet, nach Fixierung in CARNOYS Gemisch jedoch Chloroform. Die Mikrotomschnitte der Testes wurden 10—15 μ dick hergestellt, diejenigen der älteren Ovozyten 15—20 μ dick.

Die Schnittpräparate habe ich hauptsächlich mit fuchsin-schwefliger Säure nach FEULGEN und mit Lichtgrün als Kontrast gefärbt. Vorzügliche Resultate sind auch, wenn es sich um die Spermatogenese handelt, mit HEIDENHAINS Eisenalaunhämatoxylin (längere Methode) erreicht worden. In einigen Fällen habe ich mit Vorteil als Kontrast Bordeaux-R verwendet. Mittels Gentianaviolett-färbung nach Fixierung in BENDAS Gemisch habe ich ebenfalls ziemlich gute Präparate erhalten. Bei der Untersuchung von späteren Ovozytenstadien kann nur die FEULGEN-Methode verwendet werden, da der Dotter von anderen weniger selektiven Kernfarben sehr intensiv gefärbt wird. Da die Schnitte von älteren Ovozyten bei der Salzsäurebehandlung sonst sehr leicht vom

Objektträger abfallen, habe ich sie nach Entfernung des Paraffins mit einem dünnem Celloidinhäutchen überzogen.

Die Spermatogenese ist auch an Strichpräparaten untersucht worden. Ausser der gebräuchlichen Methode mit Essigsäurekarmin habe ich folgendes Verfahren angewendet: Der Inhalt der Testes wird mit Präpariernadeln in einem Tropfen Leibesflüssigkeit der Spinne auf einem Objektglas ausgebreitet und dieses sodann schnell in eine Küvette mit dem Gemisch BOUIN-DUBOSCO-BRASIL eingeführt. Nach Abhärtung in Alkohol wird das Präparat darauf mit einem Celloidinhäutchen überzogen und schliesslich nach FEULGEN gefärbt.

III. Die Chromosomenverhältnisse der untersuchten Arten.

In den folgenden Abschnitten werden die untersuchten Spinnenarten in ihrer Verteilung auf die verschiedenen Familien besprochen. Da ich im Anfang meiner Untersuchung hauptsächlich die Chromosomen bei den Lycosiden und speziell bei *Trochosa ruricola* studierte und erst viel später meine Aufmerksamkeit auch auf andere Spinnen richtete, scheint es mir zweckmässig, die Familie *Lycosidae* zuerst zu behandeln. Bezüglich der Reihenfolge der Familien habe ich somit nicht ganz dem gebräuchlichen System REIMOSERS (nach GERHARDT & KÄSTNER 1941) gefolgt. Nach den Lycosiden setze ich mit den Familien *Pisauridae*, *Oxyopidae*, *Agalenidae* und *Argyronetidae* fort. Dann folgen die argiopiformen Spinnen: *Therididae*, *Linyphiidae*, *Micryphantidae*, *Argiopidae* und *Tetragnathidae*. Die folgenden Familien sind *Drassidae*, *Clubionidae*, *Anyphaenidae* (als selbständige Familien wie bei PALMGREN 1943) und *Sparassidae*. Den darauffolgenden Familien der *Xysticidae* und *Philodromidae* habe ich je einen Abschnitt gewidmet, obwohl die letztere bei GERHARDT und KÄSTNER (*op. c.*) als eine Unterfamilie der Xysticiden behandelt wird. Als die letzteren entelogenen Ecribellaten in meinem Material stehen die Salticiden. Von den Cribellaten habe ich nur *Dictyna arundinacea* untersucht, und die Familie *Dictynidae* schliesst also die Reihe ab. In den Tabellen I und II sind die Spinnen nach dem gebräuchlichen System verzeichnet.

Bei der Besprechung der Lycosiden habe ich eine eingehende Beschreibung der Meiose von *Trochosa ruricola* gegeben.

1. *Lycosidae*.

a. *Die Arten und ihre Chromosomengarnituren.* Die Arten in meinem Material vertreten die Gattungen *Tarentula*, *Xerolycosa*, *Lycosa*, *Trochosa*, *Arctosa*

und *Pirata*. Die Reifeteilungen der Spermatogenese finden hauptsächlich im Frühjahr statt, doch auch im Spätsommer und Herbst ist es möglich, von vielen von den untersuchten Arten verwendbares Material zu erhalten. Bei *Pirata piscatorius* erfolgen die Reifeteilungen wahrscheinlich erst nach der Überwinterung. Die Eiablage spielt sich meistens im Mai-Juni (*Tarentula*- und *Lycosa*-Arten, *Trochosa ruricola*) ab, aber nicht selten findet man verspätete eierlegende Weibchen z. B. von *Lycosa saccata* noch im Juli.

Zytologisch sind die Lycosiden einander sehr ähnlich. Wenn man die Chromosomensortimente der verschiedenen Arten miteinander vergleichen will, so sind wohl Metaphaseplatten der Reifeteilungen der Spermatogenese dazu am besten geeignet (Fig. 1—20). Die haploide Zahl der Autosomen ist bei den 17 Arten im Material 10—13. Die *Tarentula*- und *Lycosa*-Arten haben 13, die *Trochosa*- und *Arctosa*-Arten, *Xerolycosa nemoralis* und *Pirata piraticus* 12, *P. uliginosus* dagegen 11. Bei *Xerolycosa miniata* habe ich nur 10 gefunden. Da das einzige Individuum von *Pirata piscatorius*, Ende August fixiert, keine Reifeteilungen in den Testes zeigt, liess sich die Zahl der Autosomen nicht genau feststellen. Aus älteren Pachytänstadien mag diese Zahl ungefähr auf 10—13 geschätzt werden können. Bei sämtlichen Arten sind zwei X-Chromosomen vorhanden. In der Metaphase der ersten Spermatozytenteilung liegen diese beiden Chromosomen ausserhalb der Platte. Dass auch *Pirata piscatorius* im männlichen Geschlecht zwei X-Chromosomen hat, ist aus jüngeren Meiosestadien deutlich zu ersehen, da X_1 und X_2 heteropyknotisch sind und im Leptotän getrennt liegen.

Die Chromosomen der untersuchten Lycosiden sind im allgemeinen relativ gross (vgl. Fig. 1—24). Es ist mir leider nicht möglich gewesen, die Chromosomenlängen innerhalb eines Sortiments exakt zu messen, da sowohl in mitotischen als in meiotischen Teilungen nur selten mehrere, keinesfalls alle Chromosomen ihrer ganzen Länge nach in derselben Ebene oder in miteinander parallelen Ebenen liegen. Dies gilt überhaupt für die Spinnen in meinem Material. Die Zahlenverhältnisse treten allerdings bei den Lycosiden am deutlichsten in der Metaphase der ersten Spermatozytenteilung hervor, aber die variierende Form der Bivalente erschwert einen Vergleich der Chromosomengrösse innerhalb des Sortiments. Dasselbe Bivalent kann in verschiedenen Platten derselben Art oder sogar desselben Individuums in verschiedener Form auftreten. So findet man z. B. bei *Trochosa ruricola* in einer Platte 8 mehr oder weniger lang V-förmige Chromosomen (Fig. 1), in einer anderen Platte (Fig. 2) dagegen 10 solche. Die in den erwähnten Platten kurz stabförmig oder sogar punktförmig erscheinenden Chromosomen sind in der Tat Kreuz- bzw. Stabbivalente, die ihrer Länge nach in der Richtung der Spindelfasern orientiert sind. Bei Arten, deren Chromosomen in der besprochenen Metaphase stärker kondensiert sind (z. B. *Tarentula pulverulenta*, *Lycosa*

tarsalis, *L. paludicola*, *L. fluviatilis*), tritt die relative Grösse der Chromosomen innerhalb des Sortiments deutlicher hervor. Bei *Lycosa tarsalis* habe ich in dem einzigen anwendbaren Präparat dieser Art ein Mikrochromosomenpaar gefunden (Fig. 10). Sonst findet man bei den untersuchten Lycosiden, wenn man noch die Metaphaseplatten der zweiten Spermatozytenteilung betrachtet, keine besonders auffallenden Grössenunterschiede innerhalb des Sortiments. Es ist mir darum meistens nicht möglich gewesen, ein bestimmtes Chromosom in verschiedenen Metaphaseplatten desselben Individuums oder derselben Art zu identifizieren. Auch die Geschlechtschromosomen sind von derselben Grössenordnung wie die Mehrzahl der Autosomen im Sortiment.

Bei allen untersuchten Lycosiden sind sämtliche Chromosomen akrozentrisch («acrocentric», WHITE 1945), d.h. das Zentromer liegt offenbar ganz nahe dem einen Ende des Chromosoms. Dieses Ende wird das Proximalende genannt. Besonders deutlich tritt der akrozentrische Bau der Chromosomen in Blastomerenmitosen älterer Eier von *Lycosa*-Arten (*L. paludicola*, *L. riparia*) in Erscheinung. In diesen Mitosen sind die Chromosomen auffallend lang und fadenförmig (Fig. 21, 22). In der Metaphase liegen nur die Proximalenden der Chromosomen in der Äquatorialebene, und in der Anaphase sind diese Enden gerade gegen die Pole ausgestreckt. Eine exakte Lokalisierung des Zentromers ist nicht möglich, da weder eine deutlich Einschnürung noch eine achromatische Partie in den proximalen Enden der fadenförmigen Chromosomen sichtbar ist.

b. *Die somatischen Mitosen* sind bei den Lycosiden und überhaupt bei den Spinnen für karyologische Studien wenig geeignet. Die Chromosomen liegen in den Metaphasen meistens sehr dicht und überdecken einander. Nur in äusserst seltenen Fällen ist es mir gelungen, sie in somatischen Mitosen annähernd zu zählen. Fig. 23 und 24 stellen Metaphasen somatischer Mitosen von *Trochosa ruricola* dar, die eine (Fig. 23) aus einem Drüsengewebe im Hinterleib eines adulten Weibchens, die andere (Fig. 24) aus einem mehrere Tage alten Ei. Die Proximalenden der langgestreckten Chromosomen befinden sich in der Äquatorialebene, aber die distalen Teile ragen in allerlei Richtungen aus der Platte hervor. In der in Fig. 23 abgebildeten Metaphase habe ich 28 Chromosomen gezählt. Die Follikelmitosen sind bei den Spinnen im Gegensatz zu denjenigen mancher Insekten besonders ungünstig für Chromosomenstudien. Die Blastomerenmitosen sind schon oben besprochen worden.

c. *Der Bau der Testes und die Spermatogonien.* Die besten Präparate der Spermatogenese habe ich von *Trochosa ruricola*, die durch ihre relativ grossen Chromosomen ein vorteilhaftes Studienobjekt ist. Wir werden jetzt den Verlauf der Spermatogenese hauptsächlich bei dieser Art verfolgen. Die Testes sind wie bei allen anderen hier untersuchten Araneen paarig und beide mit je einem Ausführgang versehen. Der innere Bau der Testes stimmt

hauptsächlich mit den Daten, die HARD (1939) für die Lycoside *Schizocosa crassipes* angibt, überein. An der Basalmembran findet man im Testis bei einem halberwachsenen Männchen von *Trochosa ruricola* eine breite Zone von primären Spermatogonien mit hier und da eingestreuten Epithelzellen. Die letzteren können, wie Hard (*op. c.*) erwähnt, an ihren Nukleolen (1—3) und der ovoiden Form der Zelle und des Kerns von den meistens mehr kugeligen nukleolenlosen Spermatogonien unterschieden werden. Die Zellmembran ist bei den Spermatogonien deutlicher als in den Epithelzellen und das Chromatin ist distinkt basophil. Innerhalb der obenerwähnten Zone findet man zahlreiche kleine Zysten mit sekundären Spermatogonien, die das Testislumen grösstenteils ausfüllen. Die sekundären Spermatogonien sind kleiner als die primären und ihre Kerne reicher an Chromatin.

Bei *Trochosa ruricola* wie auch bei anderen von mir untersuchten Lycosiden habe ich stets 8 Spermatozyten erster Ordnung in einer Zyste gefunden; HARD (*op. c.*) gibt für *Schizocosa crassipes* nur vier an.

Die spermatogonialen Mitosen sind für karyologische Studien fast ebenso ungünstig wie die somatischen. Bei *Trochosa ruricola* ist es mir gelungen, die Chromosomenzahl aus älteren Prophasen (Fig. 27) zu bestimmen. Sie beträgt 26, welches besagt, dass beide X-Chromosomen als je ein Chromosomenindividuum vorhanden sind, denn *T. ruricola* hat 12 Paar Autosomen. Bei *Lycosa saccata* sind die spermatogonialen Chromosomen in einer Gonienplatte (Fig. 28) im Material auffallend kurz und liegen nicht so dicht beieinander wie bei *Trochosa*. Als ihre Zahl ergibt sich ziemlich deutlich 28, es sind demgemäss 13 Paar Autosomen und zwei X-Chromosomen vorhanden.

In verschiedenen Teilungsphasen der Gonien habe ich bei *Trochosa ruricola* ein bis zwei basophile Körperchen beobachtet (Fig. 29), die dem Kern angehören, aber keine positive FEULGEN-Reaktion geben. Vielleicht handelt es sich hier um die sog. Planosomen PAINTERS (1914). Diese Körperchen können noch in der Meiose beobachtet werden, wenn andere Färbmethoden (z. B. Eisenhämatoxylin) als die FEULGENsche verwendet werden.

d. *Die früheren Stadien der Meiose beim Männchen.* Nach der letzten Gonienteilung beginnt die Spermatozytenentwicklung ohne vorangehende Ruheperiode. Die Despiralisation der Telophasechromosomen beginnt in den Proximalenden, die fadenartig ausgezogen werden (Fig. 264). Eine Lockerung des »relic spiral« (DARLINGTON 1937) ist jedoch im ganzen Chromosom bemerkbar (Fig. 30). Die dünnen Proximalenden dieser präleptotänen Prochromosomen sind alle in derselben Hälfte des Kerns, oft in einem beschränkten Bereich nahe der Membran zu finden. HARD (1939) beschreibt auch diese gut färbbaren Prochromosomen, hat aber in ihnen bei *Schizocosa* eine longitudinale Spalte (»presynaptic split«, *op. c.*) gefunden. Diese Spalte soll deutlich in dem distalen Teil der Chromosomen hervortreten, aber nicht in dem dünnen proximalen

Teil sichtbar sein. Ich habe weder bei *Trochosa ruricola* noch bei anderen Spinnen eine solche Spalte sicher wahrnehmen können. Die distalen Chromosomenenden haben allerdings in einigen Präparaten von *Trochosa ruricola* ein undeutlich zweigeteiltes Aussehen. Ich werde später in dieser Arbeit auf die prinzipiell interessante Frage der präleptotänen Spaltung zurückkommen (vgl. S. 60).

Das folgende Stadium, das Leptotän (Fig. 32) ist dadurch gekennzeichnet, dass die Autosomen sich fast ganz in dünne dichtgewundene Fäden aufgelöst haben. Die Orientierung der Proximalenden bleibt bestehen, sonst aber ist es nicht möglich, den Verlauf einzelner Leptonemata zu verfolgen. Die beiden heteropyknotischen X-Chromosomen, die von den Autosomen schon im präleptotänen Stadium durch kompakteres Aussehen und stärkere Färbbarkeit (Hämatoxylin, HEIDENHAIN) zu unterscheiden sind (Fig. 31), verbleiben im Leptotän kompakt und liegen etwas isoliert dem proximalen Pol des Kerns (»proximal pole«, HARD *op. c.*) genähert. Die Leptonemata füllen meistens nicht den Kernraum gleichmässig aus, sondern sind im Zentrum des Kerns bisweilen sogar synzisesisartig geknäuel. Es könnte sich vielleicht um ein vom Fixiermittel hervorgerufenen Artefakt handeln. Die ganz an der Kernmembran liegende äusserste proximale Spitze jedes Chromonemas wird besonders von Hämatoxylin (HEIDENHAIN) sehr scharf gefärbt. HARD (*op. c.*) hat solche färbbaren Endkörnchen bei *Schizocosa* als die Zentromeren gedeutet. Es scheint mir aber wahrscheinlicher, dass diese stärker färbbare äusserste Spitze ein sehr kurzes heterochromatisches Segment ist.

Der Übergang zum Zygotän ist nicht leicht zu verfolgen. Es dürfte jedenfalls am wahrscheinlichsten sein, dass die Konjugation der homologen Chromonemata in den polar orientierten Proximalenden beginnt. In einigen Präparaten scheint es, wie wenn eine Paarung der proximalen Enden der homologen Autosomen schon im präleptotänen Stadium eingeleitet worden sei. Typische Zygotänstadien (vgl. Fig. 33, 34) sind in meinem Material überhaupt selten.

Im Pachytän (Fig. 35, 36, 267) ist die polare Orientierung im Kern sehr deutlich, die Chromonemata sind merkbar kürzer und dicker geworden, und man kann die Autosomen, bei *Trochosa ruricola* haploid 12, ungefähr zählen. Nur die Proximalenden sind gegen den Pol orientiert. Die beiden X-Chromosomen liegen im Pachytän einander sehr nahe und oft parallel. Sie sind wie im Leptotän und Zygotän stark heteropyknotisch, aber etwas länger als in den erwähnten früheren Stadien. Das ältere Pachytän ist bei dem subadulten *Trochosa ruricola*-Männchen im Spätsommer ein im Testis häufig vorkommendes Stadium. Die Spalte zwischen den homologen Chromosomen und das »relational coiling« (DURLINGTON 1937) sind gut wahrnehmbar (Fig. 37). Die heteropyknotischen X-Chromosomen liegen jetzt dicht nebeneinander und zum Teil umeinander gewunden. Ihre Proximalenden sind spitz ausgezogen

(Fig. 36). Bei *Lycosa saccata*, vielleicht auch bei anderen *Lycosa*-Arten, überwintern die meisten Spermatozyten in diesem Stadium, das wahrscheinlich die einzige längere Ruhepause in der Meiose ist.

e. *Tetradengenese*. Während des Diplotäns verbleiben die Chromosomen gut färbbar und werden also nicht diffus. Die Umrisse der Autosomen sind jedoch etwas rauh. Das »relational coiling« löst sich auf und die Chromosomen werden kürzer und dicker. Die polare Orientierung verschwindet, aber die proximalen Enden der Chromosomen liegen, wie auch HARD (1939) für *Schizocosa* angibt, immer noch dicht der Kernmembran an. Je länger das Diplotänstadium fortschreitet, desto deutlicher wahrnehmbar sind die Chiasmata (Fig. 38, 39). Man muss sich jedoch hüten, die durch »relational coiling« hervorgerufenen Überkreuzungsstellen als Chiasmata zu deuten.

Hinsichtlich der Chiasmotypie stimmen meine Befunde bei *Trochosa ruricola* in grossen Zügen mit den Angaben HARDs (*op. c.*) für *Schizocosa* überein. In der Regel kommt nur ein einziges Chiasma in jedem Bivalent vor. Nur in seltenen Fällen habe ich vereinzelte Ringbildungen mit zwei Chiasmata gefunden. Da nur äusserst selten der Bau sämtlicher Bivalente eines Kerns im Diplotän- oder im Diakinesestadium im Präparat hervortritt, ist es mir nicht möglich, die Frequenz der Ringbivalente bei *Trochosa ruricola* statistisch zu behandeln. Jedenfalls scheint höchstens ein Ringbivalent im Kern vorzukommen. Es ist auch nicht möglich zu entscheiden, ob der Ring nur in einem bestimmten Bivalent entstehen kann, da es mir nicht gelungen ist, die Bivalente aus verschiedenen Kernen sicher zu identifizieren. Ein Ringbivalent habe ich auch bei *Arctosa leopardus* in einer Metaphase der ersten Spermatozytenteilung gefunden. Bei *Schizocosa* kommt nach HARD (*op. c.*) kein Ringbivalent vor.

Da die Chiasmata im jüngeren Diplotän nur ausnahmsweise in den Bivalenten deutlich sichtbar sind, ist es schwer zu sagen, wo die Chiasmata in der Regel entstehen. Im mittleren Diplotän (Fig. 39) habe ich bei *Trochosa* (wenn die seltenen Ringbivalente ausser acht gelassen werden) in Fällen, wo überhaupt im Präparat ein Chiasma deutlich hervortritt, dieses in der proximalen Hälfte der Chromosomen gefunden. Wenn im Bivalent nur ein Chiasma gebildet wird, so entsteht dieses also wahrscheinlich in der proximalen Hälfte der gepaarten Chromosomen. In den Ringbivalenten (vgl. Fig. 260) ist das distale Chiasma in sämtlichen beobachteten Fällen ganz terminal; das proximale befindet sich dann nahe der Zentromerenregion.

Im Diplotän liegen die beiden X-Chromosomen noch nebeneinander, ihre Umrisse sind aber nicht mehr so scharf wie in den vorangehenden Stadien.

In der Diakinese (Fig. 42, 44), wo sämtliche Chromosomen eine ziemlich starke Kondensation erreicht haben, sind die Bivalente gleichmässig im Kern

verteilt, liegen jedoch mit den proximalen Enden der Chromosomen dicht an der Kernmembran.

Die meisten Bivalente sind bei *Trochosa ruricola* und auch bei den anderen Lycosiden in der Diakinese von Kreuz- oder V-Form (Fig. 43). Die V-förmigen sind eine Art von Bivalenten (vgl. Fig. 257) mit proximal gelegnem Chiasma, wie die grösseren Bivalente bei der Heuschrecke *Mecostethus grossus* (WHITE 1936). Stabförmige Bivalente mit einem subterminalen Chiasma (vgl. Fig. 259) sind bei *Trochosa ruricola* ein bis zwei an der Zahl im Sortiment zu finden. Bei *Arctosa leopardus* habe ich sogar vier solche in derselben Metaphaseplatte (Fig. 3) beobachtet. Die seltenen Ringbivalente sind schon besprochen worden. Bei den *Tarentula*- und *Lycosa*-Arten erscheinen die Bivalente bisweilen infolge starker Kondensation semmelförmig.

Die X-Chromosomen liegen in der Diakinese sowohl bei *Trochosa* als bei anderen Lycosiden in meinem Material dicht nebeneinander (Fig. 42, 43).

f. *Die Reifeteilungen.* Die in der Diakinese deutlich vorhandene Kernmembran löst sich in der Prometaphase der ersten Spermatocytentheilung auf, und die Spindel wird angelegt. In den mit Eisenalaunhämatoxylin (HERDENHAIN) und mit Bordeaux-R als Kontrast gefärbten Präparaten treten die Spindelfasern gut hervor. Das merkwürdige in den Prometaphasen ist ihre Anaphasenähnlichkeit, die ich auch bei mehreren anderen Spinnen beobachtet habe und auf welche schon im Referat der Untersuchungen REVELLS (DARLINGTON 1945) aufmerksam gemacht wird. Bei *Trochosa* findet man in diesem Stadium mehrere (3—6) Bivalente an dem einen oder an beiden Polen angehäuft. Die im Zentrum der Zelle liegenden Bivalente sind bisweilen lang in der Richtung der Spindelfasern ausgezogen (Fig. 47). Die beiden X-Chromosomen aber, die jetzt deutlich longitudinal gespalten sind, haben sich schon mit ihren spitz ausgezogenen Proximalenden gegen den einen Pol orientiert. Sie liegen peripher in der Spindel nebeneinander in der Richtung der Fasern. Beide X-Chromosomen sind mittels je einer chromosomalen Spindelfaser mit dem Pol verbunden. In verschiedenen Spermatocyten dieses Stadiums bei *Trochosa* habe ich die X-Chromosomen stets in derselben Position zwischen der Äquatorialebene und dem einem Pol gefunden (Fig. 45—47).

In der Metaphase haben die Bivalente die normale Äquilibriumposition in der Äquatorialebene eingenommen. Das Aussehen der Metaphasechromosomen wurde schon auf S. 14 besprochen. Die X-Chromosomen findet man ausserhalb der Platte ganz in derselben Position wie in der Prometaphase. Auch ihre Abstände zu dem Pol, gegen welchen sie orientiert sind, haben sich nicht merkbar verändert. Bei *Trochosa ruricola* und noch deutlicher bei *Lycosa fluvialis* ist zu bemerken, dass X_1 und X_2 nicht ganz gleich lang sind. Da beide X-Chromosomen fast parallel nebeneinander liegen, ist das Stadium für diesen Vergleich günstig.

Die erste Reifeteilung ist bei *Trochosa* wie auch bei allen bisher untersuchten Spinnen eine Reduktionsteilung, denn die Zentromeren bleiben hier noch ungeteilt. In den Kreuzbivalenten (einschl. der V-Bivalente) erfolgt allerdings die Teilung distal vom Chiasma in der äquationellen Ebene. Die seltenen Ringbivalente habe ich in keiner Metaphase von *Trochosa* gefunden, aber bei *Arctosa leopardus*, bei welcher ein solches in einer Platte im Präparat vorkommt, findet die Teilung in diesem Ringbivalent distal vom proximalen Chiasma in der äquationellen Ebene statt.

Frühere Anaphasen, wo die Dyaden auseinanderrücken, sind in den Präparaten von *Trochosa* und auch anderen Lycosiden sehr selten. Etwas häufiger ist das Stadium, wo die Zelle und die Spindel verlängert werden und die Chromosomen offenbar schon ihre Bewegungen gegen die Pole beendet haben (vgl. BELAR 1929 und RIS 1943). In frühen Telophasen findet man bei *Trochosa*, dass die beiden X-Chromosomen demjenigen Pol, gegen welchen sie orientiert sind, nicht merkbar näher gekommen sind als in der Prometaphase (vgl. Fig. 51). In späteren Telophasen ist eine interzonale Faser-Verbindung zwischen den beiden Tochterzellen vorhanden (Fig. 52). WALLACE (1909) hat etwas ganz ähnliches bei *Agalena naevia* beobachtet.

Die X-Chromosomen können in der Telophase bei *Trochosa ruricola* deutlich von den Autosomen unterschieden werden (Fig. 52). Sie sind während der Interkinese kurz und kompakt, also stark heteropyknotisch, und liegen bald dicht nebeneinander, bald deutlich voneinander getrennt. Bei *Tarentula pulverulenta* sind sie in diesem Stadium fast kugelig (Fig. 55). In der Interkinese ist eine Kernmembran vorhanden.

In der zweiten Reifeteilung teilen sich sowohl die Autosomen als die beiden X-Chromosomen äquationell. Bei *Trochosa ruricola* lassen sich X_1 und X_2 in den Metaphaseplatten nicht von den Autosomen unterscheiden. Bei *Lycosa monticola* habe ich in einem Präparat zwei etwas intensiver gefärbte (Hämatoxylin, HEIDENHAIN) Chromosomen als X_1 und X_2 gedeutet. Diese liegen in einer Platte nahe beieinander, in einer anderen Platte (Fig. 17) aber weiter voneinander entfernt. Bei *Trochosa* findet man Metaphasen mit 12 und mit 14 Chromosomen. In den Platten mit 14 liegen alle Chromosomen, also auch die hier vorhandenen X-Chromosomen, deutlich getrennt. Aus Profilspindeln geht hervor, dass in allen Chromosomen beide Chromatiden in der Nähe des proximalen Endes zusammenhaften (Fig. 59). Bei *Lycosa monticola* weisen die Chromosomen der Metaphase in einigen Präparaten stärkere Kondensation als in anderen auf (vgl. Fig. 17, 18). Die zweite Reifeteilung erfolgt in allen Chromosomen annähernd synchron, und weder »voraus-eilende« noch »nachhinkende« Chromosomen sind beobachtet worden.

Die kleinen auf S. 16 erwähnten FEULGEN-negativen Körperchen habe ich bei *Trochosa ruricola* auch in den Reifeteilungen beobachtet. Ihr Verhalten

scheint ganz passiv zu sein. Ob sie sich während der Meiose teilen, habe ich nicht feststellen können. Das in einem Präparat von *Lycosa tarsalis* gefundene Mikrochromosomenpaar ist, nach den wenigen Beobachtungen zu schliessen, in der meiotischen Prophase heteropyknotisch und offenbar nicht zur Chiasma-bildung fähig.

Die Spermiobhistogenese fällt ausserhalb des Rahmens meiner Untersuchung. Bei *Trochosa* stimmt sie jedenfalls gut mit den Befunden HARDS (1939) bei *Schizocosa* überein.

g. *Die früheren Ovogenesestadien bis zur Wachstumsperiode.* Die Ovogonien sind bei den Lycosiden noch weniger günstige Studienobjekte als die Spermato-gonien. Die Ovogorientierungen unterscheiden sich nicht merkbar von den somatischen Mitosen. Fig. 62 zeigt eine Ovogonienmetaphase bei *Lycosa fluviatilis*. Die Chromosomen sind hier stabförmig und liegen dicht und un-regelmässig zusammengehäuft in der Platte und überdecken einander. Ihre Anzahl kann nur approximativ geschätzt werden. Bei *Trochosa* habe ich in meinen Material nur in einem halberwachsenen Weibchen eine verspätete Ovogonienmetaphase gefunden. Hier liegen die Chromosomen ebenso dicht gehäuft wie im vorigen Fall bei *Lycosa fluviatilis*.

Die früheren meiotischen Stadien habe ich bei *Trochosa ruricola* an ganz jungen Individuen (vgl. S. 12) studiert. Nach der letzten Gonienteilung treten hier ähnliche Prochromosomen auf, wie in der Spermatogenese. Die Despirali-sation beginnt auch hier in den proximalen Enden, die fadendünn werden. In der Regel sind fast alle Chromosomen in derselben Hälfte des Kerns zu finden (Fig. 63).

Das Leptotän (Fig. 65) zeigt aber eine weniger ausgeprägte Polarität. Die meisten proximalen Chromosomenenden befinden sich nahe bei der Kernmembran in derselben Hälfte des Kerns. Keine synizesisartigen Erscheinungen sind im Material beobachtet worden. Was aber beim Vergleich mit der Spermatogenese sofort auffällt, ist, dass keine heteropyknotischen Chromo-somen vorhanden sind.

Der Übergang zum Zygotän (Fig. 66) ist schwer zu verfolgen. Es ist mir nicht möglich gewesen, sicher festzustellen, wo in den Chromosomen die Konjugation der Homologen eingeleitet wird. Typische Pachytänstadien sind in den Ovarien junger Spinnen nicht selten. Das Pachytän (Fig. 67, 68) zeigt bei *Trochosa ruricola* keine besonders ausgeprägte polare Orientierung. Versucht man die Pachynemata zu zählen, erhält man annähernd die haploide Zahl (bei *Trochosa* 14). Die X-Chromosomen sind hier nicht heteropyknotisch und können nicht von den Autosomen unterschieden werden. In den mit Eisenhämatoxylin (HEIDENHAIN) gefärbten Präparaten treten in diesem Stadium ein bis zwei relativ grosse Nukleolen auf (Fig. 68). Sie sind wie echte Nukleolen FEULGEN-negativ.

Nach dem Pachytän vollzieht sich eine offenbar schnelle Veränderung im Ovozytenkern. Das nächste Stadium, das ich in den Präparaten von *Trochosa ruricola* gefunden habe, weist diffuse sog. »Lampenbürstenchromosomen auf (Fig. 69). Solche sind schon längst bei mehreren Tieren besonders aus der Ovogenese bekannt und werden schon von RÜCKERT (1892) beschrieben. Das erwähnte Stadium bei *Trochosa* ist ein Diplotän, wo die diffusen Chromosomen alle nahe der Kernmembran und fast gleichmässig verteilt liegen. Die Chromosomen haben schon merkbar ihre Färbbarkeit (FEULGEN) eingebüsst. Die Nukleolen sind grösser geworden und meistens zu einem einzigen fusioniert (Fig. 70). Jetzt beginnt das Stadium des enormen Wachstums der Ovozyte. Das diffuse Chromatin gibt bald keine positive FEULGEN-Reaktion mehr. Ich werde den Wachstumsprozess hier nicht näher beschreiben, da er ausserhalb des Themas fällt.

h. *Die späteren Ovozytenstadien.* Nachdem die Ovozyte ihre maximale Grösse erreicht hat und der während des Wachstumsstadiums riesige Kern nach der Peripherie gewandert und kleiner geworden ist, werden die Chromosomen wieder im Präparat sichtbar. In einem kleinen Bereich der noch ziemlich grossen Kernblase treten sehr schwach FEULGEN-positive, dicht gewundene, lange Chromosomenfäden hervor (Fig. 71). Indem diese ein wenig später reicher an Nukleinsäure werden, erkennt man deutlich das Stadium als ein Diplotän. Ein »relational coiling« ist kaum vorhanden, und die homologen Chromonemata werden offenbar nur von den Chiasmata zusammengehalten. Die Chromosomen liegen jedoch so dicht beisammen das es nicht möglich ist, den Verlauf der einzelnen Fäden genau zu verfolgen. Die Spiralisierung ist hier nicht merkbar stärker als im Leptotän. MONTGOMERY (1908) beschreibt dieses Stadium bei *Theridium tepidariorum*. Das Resultat meiner Stichproben an Spinnen verschiedener Gruppen (*Drassodes lapidosus*, *Misumena vatia*, *Pisaura listeri*) macht es wahrscheinlich, dass ein solches Diplotän bei den Spinnen allgemein vorkommt.

Auch die älteren Diplotänstadien bei *Trochosa ruricola* sind schwer näher zu analysieren, weil die jetzt allerdings etwas kürzer und dicker gewordenen Chromosomen (Fig. 73) auf einen beschränkten Raum zusammengedrängt sind. Es ist darum nicht möglich sicher zu sagen, ob mehr als ein Chiasma in den Bivalenten vorkommen kann. Ein typisches Diakinesestadium mit gleichmässig verteilten Bivalenten habe ich weder bei *Trochosa* noch bei anderen Spinnen gefunden.

i. *Die Reifeteilungen im Ei.* Die Prometaphase der ersten Ovozytenteilung ist in meinem Material von *Trochosa ruricola* leider nicht vertreten (vgl. *Aranea diademata*, S. 38). Es ist äusserst schwierig solche Metaphaseplatten zu erhalten, wo die Chromosomen genau gezählt werden können. Da die Bivalente meistens dicht aneinandergedrückt sind, muss die Schnittebene

möglichst parallel mit der Äquatorialebene der Spindel liegen, da sonst die Chromosomen einander im Präparat überdecken. Bei *Trochosa ruricola* habe ich in zwei Metaphaseplatten deutlich 14 Bivalente, also 12 Autosom- und zwei X-Bivalente zählen können (Fig. 77, 78). Eine Identifizierung der X-Chromosomen ist hier nicht möglich. Alle Chromosomen erscheinen in Polansicht semmel oder nierenförmig. Aus den in meinen Präparaten zahlreich vorkommenden Profilen (es sind mehr als 30 vorhanden) sieht man, dass die Chromatiden der Bivalente proximal schmal und spitz ausgezogen, distal dagegen stark kondensiert sind (Fig. 76). Die ebenbeschriebenen Bivalente haben meistens deutlich ein interstitielles Chiasma und sind vom Kreuztypus. Es ist jedoch nicht ganz ausgeschlossen, dass in einigen Fällen Ringbildungen mit zwei Chiasmata in Frage kommen können. Das Aussehen einiger Bivalente im Diplotän (Fig. 75) spricht gleichfalls dafür.

Bei *Trochosa* besteht also ein gewisser Unterschied im Aussehen der Metaphasechromosomen der ersten Reifeteilung in der Spermatogenese und in der Oogenese. In Oozyten von *Lycosa saccata* und *Arctosa leopardus* habe ich dagegen Bivalente ganz ähnlich denjenigen in der Spermatogenese gefunden. Es ist möglich, dass sich die Form der Bivalente während der offenbar lange andauernden ersten Metaphase im Ei verändern kann.

Die erste Reifeteilung ist auch in der Oogenese für alle Chromosomen eine Reduktionsteilung, da die Zentromeren ungeteilt bleiben.

Die zweite Reifeteilung habe ich bei *Lycosa fluviatilis* studiert. Ohne vorangehende interkinetische Ruhepause haben sich die Chromosomen 10 bis 15 Minuten nach der Eiablage zur zweiten Teilung eingestellt. Die Chromosomen sind im Profil der Metaphase semmelförmig, aber von den Polen gesehen mehr oder weniger punktförmig (Fig. 80). Wenigstens in vier Platten konnten mit Sicherheit 15 Chromosomen gezählt werden. Es sind hier 13 Autosomen und 2 X-Chromosomen, die nicht von den ersteren unterschieden werden können, vorhanden.

In einem *Trochosa ruricola*-Ei von unbekanntem Alter habe ich eine Telophase der zweiten Teilung gefunden (Fig. 82). Die Chromosomen sind hier kugelförmig kondensiert. Daneben befand sich in demselben Schnitt auch die Teilungsspindel des ersten Polkörpers (Fig. 81). Die Dyaden lagen hier etwas unregelmässig und nicht in derselben Ebene, aber ihre Zahl konnte als 14 ($12 + X_1 + X_2$) festgestellt werden.

Trotzdem die hier beschriebenen Oogenesestadien einander nicht lückenlos folgen, kann jedoch festgestellt werden, dass die X-Chromosomen des Weibchens zwei Bivalente bilden und während der Meiose sich ganz wie die Autosomen verhalten und keine Heteropyknose zeigen.

2. Pisauridae.

Bei den Männchen der zwei einzigen einheimischen Vertreter dieser Familie, *Pisaura listeri* und *Dolomedes fimbriatus*, finden die Reifeteilungen im Frühling statt. Die im Herbst fixierten Individuen zeigten Spermatogenesestadien nur bis zum älteren Pachytän. Von *Pisaura listeri* habe ich im Juli ältere Oozyten vor der Eiablage fixiert.

Zytologisch sind die beiden Arten einander ziemlich ähnlich. Die haploide Zahl der Autosomen beträgt bei *Pisaura listeri* 13 (Fig. 83). Bei *Dolomedes fimbriatus* habe ich dagegen nur 11 gefunden (vgl. Fig. 84). Diese Art ist ein etwas ungünstigeres Studienobjekt als *Pisaura*, denn die Chromosomen liegen in meinen Präparaten in beiden Reifeteilungen ziemlich dicht gehäuft. Ich habe ihre Zahl bei *Dolomedes* in mehreren Diakinesekernen und einer Prometaphase der ersten Reifeteilung festgestellt. Bei beiden Arten sind zwei X-Chromosomen, X_1 und X_2 beim Männchen vorhanden. *Dolomedes fontanus* aus Nordamerika hat nach PAINTER (1914) 13 Paar Autosomen und zwei X-Chromosomen. Ein Autosomenpaar bei dieser Art ist als Mikrochromosomen zu bezeichnen.

Die spermatogonialen Metaphasechromosomen sind bei beiden Arten in meinem Material lang stabförmig. Aus verschiedenen Teilungsphasen geht deutlich hervor, dass sämtliche Chromosomen akrozentrisch sind. Die Zysten enthalten wie bei *Trochosa* 8 Spermatozyten erster Ordnung.

Die Stadien von der letzten Gonienteilung bis zum Zygotän sind ganz wie bei *Trochosa*. Im Pachytän (Fig. 87) liegen die beiden heteropyknotischen X-Chromosomen oft noch deutlich von einander getrennt, jedoch nahe dem proximalen Pol des Kerns. Bei *Pisaura* sind in diesem Stadium X_1 und X_2 spiralig gewunden. Im Diplotän (Fig. 88) und in der Diakinese sind sie kürzer geworden und liegen dicht nebeneinander. Die Tetradengenese der Autosomen weicht bei *Pisaura* nicht prinzipiell von derjenigen der Lycosiden ab, und man findet hier ganz dieselben Bivalenttypen (Fig. 89). Auch Ringbivalente kommen vereinzelt im Sortiment vor.

In der Metaphase der ersten Spermatozytenteilung befinden sich die X-Chromosomen ausserhalb der Äquatorialebene zwischen dieser und dem einen Pol, gegen welchen sie orientiert sind (Fig. 90). Beide sind gleich lang und deutlich longitudinal gespalten. Sie liegen nicht so nahe beieinander wie die X-Chromosomen der untersuchten Lycosiden im entsprechenden Stadium. In der Anaphase und in der Interkinese ist ihr Verhalten ganz wie bei *Trochosa*.

In den Metaphaseplatten der zweiten Reifeteilung sind die Chromosomen bei *Pisaura* kurz stabförmig, bei *Dolomedes fimbriatus* fast punktförmig wie z. B. bei *Lycosa saccata*. Wenigstens bei *Pisaura* sind alle Chromosomen etwa

derselben Grössenklasse. Die X-Chromosomen können nicht von den Autosomen unterschieden werden.

Aus der Ovogenese habe ich von *Pisaura listeri* nur zwei Stadien in meinem Material, ein Diplotän nach der Wachstumsperiode der Ovozyte und eine Metaphase der ersten Reifeteilung. Das erwähnte Diplotän ist ganz wie bei *Trochosa* (vgl. S. 22). In der Metaphaseplatte (Fig. 86) konnte nicht die Chromosomenzahl genau festgestellt werden. Hier zeigen aber wenigstens diejenigen Bivalente, deren Bau im Präparat sichtbar ist, ganz ähnliche Formen wie in der ersten Reifeteilung der Spermatogenese.

3. *Oxyopidae*.

Die Familie ist in meinem Material durch die einzige einheimische Art *Oxyopes ramosus* vertreten. Die Reifeteilungen finden beim Männchen hauptsächlich im Frühling und Vorsommer statt. Bei den subadulten Exemplaren des August-September-Materials kann man jedoch in den Testes vereinzelte Zysten mit Reifeteilungen finden. Die allermeisten Spermatozyten überwintern aber im Pachytänstadium. Ich habe einige Exemplare von *Oxyopes* den Winter über in Gefangenschaft gehalten und sie von Oktober bis Januar im Freien der Kälte ausgesetzt, dann aber wieder bei Zimmertemperatur gehalten. Ein Männchen wurde Ende Februar fixiert; die meisten Spermatozyten befanden sich aber noch im Pachytänstadium und die Reifeteilungen waren in den Testes fast ebenso selten wie bei den im Herbst fixierten Individuen. Ovozyten aus einem Weibchen mit maximal aufgeschwollenem Abdomen wurden Ende Juni fixiert.

Bei *Oxyopes ramosus* sind die Chromosomen auffallend gross; die Art wird in dieser Hinsicht nur von wenigen Spinnen in meinem Material übertroffen. Von den Spermatogonienteilungen ist es mir gelungen, zwei Metaphaseplatten zu erhalten, wo die Chromosomen genau gezählt werden können. In beiden Platten konnte ich die Zahl 21 feststellen. Die meistens relativ kurzen Chromosomen liegen ungefähr in derselben Ebene, und einige von ihnen sind in der einen Platte (Fig. 91, 269) durch dünne Chromatinbrücken miteinander verbunden. Ein Chromosom erscheint im Präparat deutlich durch eine helle Zone in zwei ungleich lange »Arme« geteilt. Da dieses Chromosom keinen Partner hat, muss es offenbar das »X« sein. Dasselbe Chromosom habe ich auch in zwei anderen Platten erkannt, wo die Zahl nicht genau festgestellt werden konnte. *Oxyopes ramosus* hat also 10 Paar Autosomen, die akrozentrisch sind, und nur ein wahrscheinlich metazentrisches X-Chromosom.

In den früheren Meiosestadien beim Männchen verhalten sich die Autosomen wie bei *Trochosa*. Im Leptotän ist das X-Chromosom kurz und kompakt und seine Zweiteiligkeit tritt nicht hervor (Fig. 96). In den folgenden Stadien,

Zygotän und Pachytän, werden die Enden des X etwas ausgezogen und das ganze Chromosom weist eine spiralenartige Krümmung auf (Fig. 98). Im Diplotän wird das X kürzer und in der Diakinese ist es von den ebenfalls stark kondensierten Autosomen kaum zu unterscheiden. Bei *Oxyopes* sind die Bivalente in der Diakinese meistens von Kreuztypus, doch kommen auch Stabbivalente mit terminalem oder fast terminalem Chiasma vor. Ringbivalente sind nicht beobachtet worden.

In der Metaphase der ersten Spermatozytenteilung sind alle Chromosomen in meinen Präparaten stark kondensiert. Die Autosomen erscheinen von den Polen gesehen in der Platte meistens semmelförmig (Fig. 92). Das deutlich longitudinal gespaltene X-Chromosom liegt schon in der Prometaphase ziemlich nahe dem einen Pol. Die Querteilung im X ist aber nicht deutlich. In der Interkinese ist das X stark kondensiert. In der zweiten Reifeteilung findet man Metaphaseplatten mit 10 und mit 11 Chromosomen, die alle kurz und dick sind (Fig. 93, 94). In einer Platte mit 11 Elementen habe ich ein grösseres Chromosom als das X gedeutet. In einer Metaphase der zweiten Teilung habe ich gefunden, dass sich ein Chromosom früher als die übrigen geteilt hat. Es befinden sich nämlich in diesem Stadium schon zwei Tochterchromosomen nahe den Polen.

In der ersten Reifeteilung im Ei liegen leider die Chromosomen im Präparat in der Platte so dicht gehäuft, dass sie nicht genau gezählt werden können. Der Bivalentenbau ist nach einigen Profilen zu schliessen ähnlich wie im entsprechenden Stadium der Spermatogenese. Es ist mir nicht gelungen, das X-Chromosom zu identifizieren.

Nach der Spermatogenese zu schliessen, kommt bei *Oxyopes ramosus* der XO-Typus vor. Sehr wahrscheinlich ist das X als metazentrisch zu betrachten. Leider ist es mir nicht möglich gewesen, das X-Chromosom in somatischen Mitosen zu studieren. PAINTER (1914) gibt für *Oxyopes salticus* zwei X-Chromosomen beim Männchen an. Er erwähnt aber nicht, dass diese zwei Chromosomen in irgendeinem Stadium der Spermatogenese von einander getrennt auftreten.

4. Agalenidae.

Die Familie ist in meinem Material durch *Tegenaria derhami* (Unterfam. *Agaleninae*) und *Hahnina nava* (Unterfam. *Hahniinae*) vertreten. Die Reife des Männchens der Hausspinne *Tegenaria derhami* ist wahrscheinlich nicht an eine ganz bestimmte Zeit gebunden. Ich habe anwendbares Material im Mai, Juni und September gefunden. Noch bei adulten Männchen können Reifeteilungen gefunden werden. Bei *Hahnina nava*, die im Gegensatz zu *Tegenaria derhami* im Freien lebt, sind die für diese Untersuchung geeigneten

Stadien nicht so leicht zu erhalten. Ich habe Stüchproben im Juni, Juli und August gemacht. Nur in einem Ende Juli fixierten subadulten Männchen konnten mehrere Zysten mit Reifeteilungen gefunden werden. Die im Juni und August fixierten Individuen waren zu alt.

Tegenaria derhami ist durchaus kein günstiges Studienobjekt, denn die Chromosomen liegen in den Metaphasen der Spermatozytenteilungen in meinen Präparaten meistens sehr dicht beisammen. In einer Platte der ersten Reifeteilung (Fig. 106) habe ich die Zahl der Autosomen als 16 gedeutet. Die ausserhalb der Äquatorialebene liegenden X-Chromosomen sind drei an der Zahl. Wie schon in der Einleitung (S. 6) erwähnt wurde, hat SOKOLSKA (1925) eine Hausspinne untersucht, die sie *T. domestica* Cl. benennt. Im Werke »Die Tierwelt Mitteleuropas« (ROEWER 1929) findet man jedoch diesen Namen nicht verzeichnet; *Tegenaria domestica* ist wahrscheinlich ein Kollektivname und die besprochene Art mit *T. derhami* Scop. identisch. SOKOLSKA hat drei X-Chromosomen beim Männchen dieser Hausspinne gefunden. Die Zahl der Autosomen wird als 18 angegeben. REVELL hat gleichfalls bei *Tegenaria* sp. drei X-Chromosomen festgestellt (DARLINGTON 1945).

Bei *Hahnina nava* habe ich in zwei Metaphasen der ersten Spermatozytenteilung 16 Autosomen und zwei X-Chromosomen gefunden. Sowohl bei *Hahnina* als bei *Tegenaria* fallen alle Chromosomen innerhalb des Sortiments ungefähr derselben Grösseklasse zu und sind alle akrozentrisch. Da man es bei beiden Agaleniden des Materials mit verschiedenen Mechanismen der Geschlechtsbestimmung zu tun hat, scheint es mir zweckmässiger, erst die Spermatogenese von *Tegenaria*, dann diejenige von *Hahnina* zu beschreiben.

In den Spermatogonien von *Tegenaria derhami* habe ich nicht die X-Chromosomen identifizieren können. Die von SOKOLSKA (*op. c.*) erwähnten ruhenden Spermatogonien mit heteropyknotischen X-Chromosomen könnten wahrscheinlich Epithelzellen mit ihren Chromozentren sein.

Im Leptotän liegen die heteropyknotischen X-Chromosomen mitten in dem Leptonemaknäuel und können in meinen Präparaten nicht näher studiert werden. Im Zygotän und Pachytän liegen alle drei, X_1 , X_2 und X_3 , dicht nebeneinander und sind zum Teil umeinander gewunden. Dass ihre Zahl wirklich drei ist, tritt nicht besonders deutlich hervor. Sie sind im Pachytän wie die Pachynemata mit dem einen Ende gegen den proximalen Pol des Kerns orientiert (Fig. 104, 105). Im Diplotän liegen die X-Chromosomen immerfort nebeneinander. In meinen Präparaten habe ich kein typisches Diakinesestadium gefunden. Wenn die Bivalente ihre maximale Kondensation erreicht haben, zeigen sie V- oder Kreuzform.

Die Prometaphase der ersten Spermatozytenteilung zeigt eine Anaphasenähnlichkeit, wie schon von REVELL (vgl. S. 19) beobachtet worden ist. Wenigstens dort, wo in diesem Stadium die X-Chromosomen im Präparat gefunden

werden können, liegen sie noch zusammen und sind gegen denselben Pol orientiert. In Metaphaseprofilen lässt sich in meinen Präparaten in zwei Fällen besonders deutlich feststellen, dass die X-Chromosomen drei an der Zahl sind. Zwischen dem einem Pol und der Äquatorialebene findet man hier zwei nebeneinander liegend und das dritte von diesen beiden bedeutend entfernt (Fig. 108). Alle drei liegen in der Richtung der Spindelfasern in der Peripherie der Spindel. In allen übrigen (26) Fällen sind sämtliche drei einander dicht genähert (Fig. 107). Man kann auch wahrnehmen, dass eines von ihnen ein wenig länger als die anderen zwei ist.

SOKOLSKA (1925) erwähnt mehrere Fälle abnormer Verteilung der X-Chromosomen in der ersten Spermatozytenteilung. Sie hat z. B. beobachtet, dass in einer Metaphase zwei X-Chromosomen sich nahe dem einen Pol, das dritte nahe dem anderen Pol befindet. In einem anderen Fall hat sie an beiden Polen zwei X-Chromosomen, also insgesamt 4 (!) X-Chromosomen, gefunden. Hier soll sich ein X äquationell geteilt haben. Noch andere Abnormitäten werden erwähnt. Sokolska gibt an, dass bei einem Männchen in ihrem Material sogar 34 % der untersuchten Metaphasen hinsichtlich der X-Chromosomen abnorm wären. Ich habe in meinem Material von *Tegenaria derhami* keine solchen abnormen Metaphasen gefunden. Es scheint mir auch möglich, dass Sokolska nicht alle diese Abnormitäten richtig gedeutet hat. Es kommt bei Spinnen auch vor, dass univalente Autosomen in ähnlicher Position wie die X-Chromosomen nahe den Polen gefunden werden können (vgl. *Aranea diademata*, S. 37).

In der zweiten Reifeteilung sind alle Chromosomen kurz stabförmig. Meistens liegen sie so dicht gehäuft, dass sie nicht sicher gezählt werden können. In einem Fall habe ich jedoch ziemlich deutlich 19 Chromosomen feststellen können (Fig. 109). In einer anderen Platte konnten annähernd 16 gezählt werden. SOKOLSKA (*op. c.*) hat 19 bzw. 18 gefunden und auf diesem Grunde angenommen, dass die drei X-Chromosomen in den Spermatozyten mit 19 Chromosomen ein Sammelchromosom bilden. Es scheint mir jedoch wahrscheinlich dass sie sich hinsichtlich der Chromosomenzahl geirrt hat.

Es wäre natürlich interessant, auch andere *Tegenaria*-Arten zu untersuchen um eventuell das Problem der Entstehung des dritten X-Chromosoms zu lösen. Leider ist mir aber kein Material zugänglich gewesen.

Die Spermatogenese von *Hahnina nava* zeigt nicht viel von besonderem Interesse. In den Spermatogonienteilungen liegen die langstabförmigen Chromosomen in den Metaphasen sehr dicht beisammen und können nicht gezählt werden. Im Leptotän kann keine polare Orientierung der Chromonemata deutlich nachgewiesen werden. In Stadien, die als Zygotän zu deuten sind, tritt schon eine Bukettoorientierung hervor, die im Pachytän bisweilen sehr deutlich ist (Fig. 110). Das Verhalten der beiden heteropyknotischen X-

Chromosomen im Leptotän bis Zygotän ist schwer zu verfolgen, da der Kern in diesen Stadien fast gleichmässig von den Chromonemata ausgefüllt ist. Im Pachytän liegen die X-Chromosomen dicht nebeneinander nahe dem proximalen Pol des Kerns.

In der Metaphase der ersten Spermatozytenteilung (Fig. 111, 112) zeigen die Bivalente denselben Bau wie bei *Tegenaria*. Die Chiasmata sind, wenigstens wo der Bivalentenbau in den im Präparat spärlich vorkommenden Metaphasen sichtbar ist, interstitiell. Die X-Chromosomen liegen in der Peripherie der Spindel ausserhalb der Metaphaseplatte (Fig. 112) nebeneinander und verhalten sich in der Teilung ganz wie bei *Trochosa*. X_1 und X_2 sind etwa gleich lang. Die im Präparat wenigen Metaphasen der zweiten Reifeteilungen ermöglichen keine genaue Zählung der stabförmigen dicht gehäuften Chromosomen.

In einem adulten Weibchen von *Hahnina nava* fand ich einige junge Oozyten im Diplotän gerade vor der Wachstumsperiode. Die kurzen »Lampenbürstenchromosomen« waren noch FEULGEN-positiv. Da sie ziemlich gleichmässig verteilt nahe an der Kernmembran lagen, konnte ich in einem Kern genau 18 solche Chromosomen zählen. Es kommen also hier 16 Autosombivalente und zwei X-Bivalente vor.

5. *Argyronetidae*.

Von *Argyroneta aquatica* habe ich nur ein einziges subadultes Männchen untersucht. Die Spinne wurde Ende Juni fixiert. Das Präparat zeigt zwar sämtliche Stadien von Spermatogonien bis zu fertigen Spermien, aber die Art scheint für Chromosomenstudien sehr ungeeignet zu sein. Vielleicht ist das hier benutzte Fixiergemisch BENDA in diesem Fall weniger vorteilhaft. Die Metaphasechromosomen liegen in den Reifeteilungen ziemlich dicht beisammen. In der zweiten Teilung konnten sie gar nicht gezählt werden. Aus einer Metaphaseplatte und durch Vergleich mit Diakinesestadien konnte die haploide Autosomenzahl annähernd auf 11 geschätzt werden. Die X-Chromosomen sind zwei. Alle Chromosomen sind bei *Argyroneta* (Fig. 100) kleiner als bei den Agaleniden in meinem Material.

Die früheren Stadien der Meiose sind wegen der geringen Kerngrösse schwer zu analysieren. Das von mir als Leptotän gedeutete Stadium zeigt im Präparat das Synizesisphänomen. Die Leptonemata sind in der einen Kernhälfte zusammengeknäuelte und nur einzelne freie Enden ragen hervor. In der anderen Kernhälfte befinden sich die beiden heteropyknotischen X-Chromosomen, die schon in diesem Stadium sehr dicht nebeneinander liegen (Fig. 101). Im Zygotän (Fig. 102) bis Pachytän ist eine nicht besonders ausgeprägte polare Orientierung der Chromonemata vorhanden. Die X-Chromo-

somen liegen dicht parallel aneinander nahe der Kernmembran in der proximalen Hälfte des Kerns.

Die Tetradengese ist bei *Argyroneta* in ihren Einzelheiten schwer zu verfolgen. Die Bivalente sind in der Diakinese denjenigen von *Pisaura listeri* (vgl. Fig. 89) ähnlich.

In der ersten Metaphase liegen die X-Chromosomen meistens beieinander und immer in der Peripherie der Spindel (Fig. 103). Sie sind etwa in der Richtung der Spindelfasern orientiert und befinden sich in der Regel näher dem einen Pol. In einer von den Metaphasen kann wahrgenommen werden, dass hier wirklich zwei und nicht ein einziges metazentrisches X vorhanden ist, da X_1 und X_2 hier proximal deutlich getrennt sind.

In der Interkinese liegen beide X-Chromosomen sehr dicht beisammen und sind wie gewöhnlich bei den Spinnen heteropyknotisch. In der Metaphase der zweiten Teilung sind alle Chromosomen sehr dicht gehäuft und überdecken einander in den Platten. Wie sich die X-Chromosomen hier verhalten, kann nicht ermittelt werden.

6. Therididae.

Die Therididen meines Materials sind *Theridium tepidariorum* und *Steatoda bipunctata*. Erstgenannte Art ist ein kosmopolitischer Gewächshausbewohner und kann das ganze Jahr hindurch leicht gefunden werden. Für das Studium der Spermatogenese habe ich adulte Männchen im August fixiert. Da MONTGOMERY (1908) einige Stadien der Oogenese, auch die Reifeteilungen im Ei, untersucht hat, aber keine Angaben über die Spermatogenese vorliegen, ist speziell diese *Theridium*-Art von Interesse. Bei *Steatoda bipunctata*, einer in Holzgebäuden häufigen Spinne, sind die Reifeteilungen der Spermatogenese wahrscheinlich wie bei der vorigen Art nicht streng an bestimmte Jahreszeiten gebunden. Wegen der beträchtlichen Grösse ihrer Chromosomen ist diese Art ein vorteilhafteres Untersuchungsobjekt als *Theridium tepidariorum*, deren Chromosomen nur etwa halb so gross sind.

Bei beiden Arten habe ich zehn Paar Autosomen und zwei X-Chromosomen beim Männchen gefunden. Die Chromosomen des Sortiments sind unter sich etwa gleich gross (vgl. Fig. 114, 115, 124, 125) und alle akrozentrisch.

Spermatogonienmetaphasen fehlen in meinem Material. Aus dem Leptotän geht bei beiden Arten deutlich hervor, dass die heteropyknotischen X-Chromosomen als zwei selbständige Individuen vorhanden sind. In einigen Fällen liegen nämlich X_1 und X_2 in diesem Stadium getrennt (Fig. 116). Sogar noch im Pachytän können sie bei *Theridium tepidariorum* beträchtlich weit voneinander entfernt sein (Fig. 117). Meistens liegen aber die X-Chromosomen schon vom Leptotän an dicht beieinander. In den früheren Meiosestadien ist

die Polarität der Chromosomen weniger deutlich als z. B. bei den Lycosiden. Die proximalen Enden der Leptonemata befinden sich nahe der Kernmembran, jedoch nicht auf einen beschränkten Bereich gehäuft. Im inneren des Kerns bilden die Leptonemata ein dichtes Gewirr. In einem Fall bei *Steatoda* tritt die Orientierung der Chromonemata etwas deutlicher hervor. Dabei konnte ich beobachten, dass freie Enden ausgesprochen paarweise aus dem zentralen Fadenknäuel hervorragen. Offenbar ist hier die Konjugation in den proximalen Enden eingeleitet (Fig. 122). Es ist jedoch meistens schwer, die Grenze zwischen Leptotän und Zygotän zu ziehen, da es im Präparat nicht möglich ist wahrzunehmen, ob die Chromonemata im Zentrum des Kerns gepaart sind oder nicht. Bei *Theridium* ist die polare Orientierung auch im Pachytän nicht besonders deutlich, obwohl die meisten Proximalenden der Pachynemata in derselben Hälfte des Kerns liegen.

Im Diplotän und in der Diakinese liegen die beiden stark kondensierten X-Chromosomen dicht nebeneinander. Im letztgenannten Stadium beobachtet man bei *Theridium tepidariorum*, dass die Chiasmata mehrerer Bivalente subterminal oder terminal sind. Wegen der starken Kondensation der Chromosomen ist es bisweilen nicht leicht zu entscheiden, ob die Chiasmata terminal sind oder nicht. In der Metaphase der ersten Reifeteilung erscheinen diese Bivalente von den Polen gesehen in der Platte fast punktförmig, im Profil etwa hantelförmig. Bei *Steatoda bipunctata* sind die Bivalente meistens vom Kreuztypus. V-förmige Bivalente mit proximal gelegenen Chiasma kommen auch bei dieser Art vor (Fig. 124). Dagegen sind stabförmige Bivalente mit subterminalem Chiasma selten.

Das Verhalten der X-Chromosomen während der ersten Reifeteilung ist charakteristisch. Sie sind sowohl bei *Theridium tepidariorum* als bei *Steatoda bipunctata* ebenso kurz und dick wie in der meiotischen Prophase und sind schon in der Prometaphase dem einen Pol stark genähert (Fig. 123). Sie sind in der Anaphase ganz unbeweglich.

In der Metaphase der zweiten Teilung liegen die Chromosomen bei *Theridium* in der Platte sehr dicht beisammen und zeigen von den Polen gesehen kugelige Form. Bei *Steatoda* liegen sie weniger dicht und können genau gezählt werden. Ich habe in ein und demselben Präparat zwei Platten gefunden, wo die Chromosomen eine recht verschiedene Stufe der Kondensation aufweisen. In der einen Platte sind die Chromosomen von der Form eines Kommas oder eines Stäbchens, in der anderen sind sie viel kürzer (vgl. Fig. 124, 125). In den zwei abgebildeten Platten findet man 12 Chromosomen, also 10 Autosomen und zwei X-Chromosomen, welche nicht von den Autosomen unterschieden werden können. Die zweite Reifeteilung vollzieht sich normal ohne ein »Nachhinken« von Chromosomen.

Wie schon erwähnt, hat MONTGOMERY (1908) einige Stadien aus der

Ovogenese von *Theridium tepidariorum* untersucht. Er hat nach dem Wachstumsstadium der Ovozyte ein ähnliches Diplotän gefunden, wie ich es schon bei *Trochosa ruricola* beschrieben habe. Aus der Abbildung bei Montgomery (*op. c.*, Taf. 4, Fig. 2 a, b) kann ebenfalls geschlossen werden, dass die homologen Chromonemata nur an den Stellen der Chiasmata zusammenhängen und dass wenigstens in den abgebildeten Bivalenten nur je ein Chiasma vorhanden ist. Das folgende von Montgomery untersuchte Stadium ist die Telophase der ersten Reifeteilung. Er hat auch Platten der zweiten Reifeteilung abgebildet (vgl. *op. c.*, Taf. 4, Fig. 20). Die Chromosomen sind hier deutlich 12. Wenn man annimmt, dass die X-Chromosomen hier zwei Bivalente gebildet haben, stimmt die Zahl 12 gut mit meinen Befunden bezüglich der Spermatogenese derselben Art überein.

7. Linyphiidae.

Die Familie ist in meinem Material durch *Leptyphanthes minutus*, *Drapetisca socialis*, *Linyphia resupina domestica* und *Linyphia* sp. (*triangularis* nom. coll.) vertreten. Da die Linyphiiden meistens im Spätsommer reif werden, habe ich adulte oder subadulte Männchen der erwähnten Arten im August fixiert. Die »*Linyphia* sp.» konnte nicht bestimmt werden, da das Exemplar subadult war und die Artmerkmale an den Palpen noch nicht hervortraten.

Wegen der dichten Lage der relativ kleinen Chromosomen in den Metaphaseplatten besonders in der zweiten Reifeteilung ist es meistens bei diesen Spinnen sehr schwer, die Chromosomen genau zu zählen. Eine Ausnahme bildet *Drapetisca socialis*, bei welcher ich die Zahl sogar aus einer Gonienmetaphase erhalten konnte. Die Chromosomenzahl bei *Linyphia resupina domestica* habe ich aus Kernen im Diakinesestadium bestimmen müssen. Bei allen Linyphiiden des Materials habe ich 11 Paar Autosomen und zwei X-Chromosomen beim Männchen gefunden. Sämtliche Chromosomen sind akrozentrisch. Keine auffallenden Unterschiede der Chromosomengröße innerhalb des Sortiments sind beobachtet worden.

Die Epithelzellen im Testis haben bei *Leptyphanthes minutus*, *Drapetisca socialis* und *Linyphia* sp. (Fig. 263) im Vergleich zu denjenigen der Spermatogonien und der Spermatozyten riesige Kerne, die nach den zahlreichen Chromatinbrocken zu schliessen, polyploid sind (vgl. *Micryphantidae: Gongylium rufipes*, Fig. 133).

In der schon erwähnten Spermatogonienmetaphase von *Drapetisca socialis* (Fig. 126) findet man 24 langgestreckte akrozentrische Chromosomen, deren proximale Enden in der Äquatorialebene liegen. In der Abbildung sehen zwei Chromosomen punktförmig aus, in Wirklichkeit sind sie aber von derselben

Form wie die anderen, jedoch in der Richtung der Spindelachse orientiert. Die X-Chromosomen können hier nicht identifiziert werden.

Die früheren Stadien der Meiose bis zum Pachytän sind wegen der geringen Kerngrösse bei den Linyphiiden schwer in ihren Einzelheiten zu studieren. Die beiden X-Chromosomen sind hier wie gewöhnlich stark heteropyknotisch und liegen meistens dicht nebeneinander. Im Pachytän ist eine deutliche polare Orientierung der Pachynemata vorhanden, wobei ihre proximalen Enden an der Kernmembran in einem ziemlich beschränkten Bereich gesammelt erscheinen. In diesem Bereich befinden sich auch die X-Chromosomen (Fig. 132).

In betreff der Chiasmatype sei erwähnt, dass man in der Diakinese bei den Linyphiiden in meinem Material meistens V- und kreuzförmige, seltener stabförmige Bivalente findet. Das einzige Chiasma ist in der Regel noch in der ersten Metaphase interstitiell.

In den Metaphaseplatten der ersten Spermatozytenteilung liegen die Bivalente oft so, dass sie einander teilweise überdecken. Nur bei *Drapetisca socialis* habe ich eine Platte gefunden (Fig. 127), wo alle Bivalente fast in derselben Ebene liegen. Von diesen sind sieben V-förmig. In einer Platte bei *Leptyphanthes minutus* ist auch die V-Form in 9 Bivalenten vertreten. Die übrigen zwei treten im Präparat weniger deutlich hervor (Fig. 129). Bei den beiden *Linyphia*-Arten sind die Bivalente stärker kondensiert (Fig. 128) und liegen oft sehr dicht. Die beiden X-Chromosomen befinden sich bei sämtlichen Linyphiiden meines Materials ziemlich nahe dem einen Pol und sind nur selten deutlich voneinander getrennt (Fig. 130, 131).

In der Metaphase der zweiten Spermatozytenteilung sind alle Chromosomen stark kontrahiert und liegen so dicht, dass sie nur annähernd gezählt werden können.

Schon PAINTER (1914) hat einige Stadien der Spermatogenese einer Linyphiide, *Linyphia marginata*, untersucht. Er hat nicht genau die Autosomen zählen können, aber gibt für diese Art zwei X-Chromosomen an, die sich ganz ähnlich wie bei den hier untersuchten Arten verhalten.

8. *Micryphanthidae*.

Von *Gongylidium rufipes*, der einzigen Micryphanthide in meinem Material, habe ich zwei subadulte Männchen Anfang Juni fixiert. Die Art zeigt zytologisch viel Ähnlichkeit mit den untersuchten Linyphiiden, ist aber wegen der äusserst geringen Chromosomengrösse ein ungünstigeres Objekt als die letzteren.

Die haploide Zahl der Autosomen ist sehr wahrscheinlich 10, denn wenigstens in einer Metaphaseplatte der ersten Reifeteilung (Fig. 134) konnte ich deutlich 10 Bivalente zählen. Zwei X-Chromosomen sind vorhanden und sind

in der Meiose heteropyknotisch. Sämtliche Chromosomen im Sortiment sind akrozentrisch und scheinen etwa gleich gross zu sein.

Wie bei einigen Linyphiiden, kommen auch bei *Gongylidium rufipes* grosse polyploide Epithelzellen im Testis vor (Fig. 133).

Die früheren Stadien der Meiose sind wegen der geringen Kerngrösse schwer in Einzelheiten zu verfolgen. Die beiden X-Chromosomen sind hier wie gewöhnlich bei den Spinnen heteropyknotisch und liegen im Pachytän dicht beieinander. Im späteren Diplotän und in der Diakinese habe ich dieselben Bivalenttypen wie bei den Linyphiiden gefunden.

In den im Präparat nur spärlich vorkommenden Metaphaseplatten der ersten Reifeteilung zeigen die Bivalente in Polansicht Semmel- und kurze V-Form. Die beiden X-Chromosomen liegen bald zusammen, bald deutlich getrennt (Fig. 135) nahe dem einen Pol.

In der zweiten Reifeteilung habe ich die in den Platten sehr dicht liegenden Chromosomen nicht zählen können.

9. Argiopidae.

Die Spermatogenese wurde bei *Meta reticulata*, sechs *Aranea*-Arten und *Zilla stroemi* untersucht. Eine *Aranea*-Art, sehr wahrscheinlich *A. angulata*, konnte nicht ganz sicher bestimmt werden, da das fragliche Individuum subadult war und die Art einer kritischen Gruppe angehört. Anwendbares Material von Argiopiden erhält man den ganzen Sommer hindurch. Noch bei adulten Männchen können Reteilungen gefunden werden. Einige Oogenesestadien habe ich von *Aranea diademata*, *A. dumetorum* und *A. angulata* (?) untersucht. Von den zwei ersteren habe ich Oozyten, die ihre maximale Grösse erreicht hatten, im Spätsommer fixiert. Von *angulata* (?) wurde eine ganz junge weibliche Spinne (im Mai fixiert) untersucht.

Da ich bei *Aranea dumetorum* recht abweichende Chromosomenverhältnisse fand, habe ich möglichst viele Arten aus der Gattung *Aranea* zytologisch untersucht. Bei *A. dumetorum* sind nämlich nur 6 Paar Autosomen vorhanden, bei den übrigen im Material, *A. foliata*, *A. diademata*, *A. sexpunctata*, *A. angulata* (?) und *A. cucurbitina* dagegen, wie auch bei *Zilla stroemi* und *Meta reticulata*, 11. Von den 6 Autosomen bei *A. dumetorum* sind aber 5 metazentrisch und nur das sechste ist akrozentrisch. Die anderen obenerwähnten Argiopiden haben lauter akrozentrische Chromosomen. Die Zahl der »Chromosomenarme« ist also sowohl bei *Aranea dumetorum* als bei den anderen *Aranea*-Arten 11. Die X-Chromosomen sind bei sämtlichen Argiopiden in meinem Material beim Männchen in der Zweizahl vorhanden und beide akrozentrisch.

Die Chromosomen sind bei den untersuchten Argiopiden viel grösser als bei den Linyphiiden. Bei *Aranea dumetorum* sind die metazentrischen Chromo-

somen etwa doppelt so lang wie die akrozentrischen. Dies tritt am besten in den Spermatogonienmetaphasen und in der zweiten Reifeteilung zum Vorschein (vgl. Fig. 158, 159). Bei den übrigen Argiopiden können keine besonders auffallenden Grössendifferenzen innerhalb des Sortiments beobachtet werden.

Polyploide Epithelzellen habe ich in den Testes der Argiopiden nicht gefunden. Wie bei den meisten in dieser Arbeit besprochenen Spinnen, sind hier in den Zysten in der Regel 8 Spermatozyten erster Ordnung zu finden. Bei *Aranea sexpunctata* habe ich aber auch Zysten mit 16 gefunden. Setzt man eine monozytische Entstehung der Zysten voraus, so wäre hier mit einer Generation sekundärer Spermatogonien mehr als gewöhnlich zu rechnen. Die Kern- und Chromosomengrösse sind bei dieser grossen Spinne etwas kleiner als bei den anderen *Aranea*-Arten. Es sei jedoch erwähnt, dass ich nur ein Männchen von *Aranea sexpunctata* untersucht habe.

Bei *Aranea dumetorum* habe ich in vier Spermatogonienplatten die Chromosomen genau zählen können und dabei 10 V-förmige und 4 stabförmige gefunden (Fig. 144, 145). Die fünf metazentrischen Autosompaare sind also hier deutlich von den übrigen Chromosomen zu unterscheiden. Von den vier akrozentrischen Chromosomen müssen zwei die X-Chromosomen sein. In zwei Metaphasen und einer späten Prophase (Fig. 146) verhalten sich zwei stabförmige Chromosomen merkwürdig. Sie berühren einander mit beiden Enden. Vielleicht sind diese zwei Chromosomen X_1 und X_2 . Bei *Aranea sericata* (*Epeira scolopetaria*) hat BERRY (1906) nur ein einziges spermatogoniales X-Chromosom gefunden. Das in der Meiose beobachtete heteropyknatische X-Doppelgebilde haben sowohl BERRY (*op. c.*) als PAINTER (1914) jedoch als zwei Chromosomen gedeutet. Eine erneute Untersuchung dieses Falles ist nötig, um die Sache endgültig klarzulegen. Bei *Aranea foliata* überdecken die akrozentrischen Chromosomen in den Spermatogonienmetaphasen einander oft, und nur in einem Fall (Fig. 147) konnte ich die Zahl 24 sicher feststellen. Die X-Chromosomen können hier nicht identifiziert werden.

Die früheren Stadien der Meiose habe ich besonders bei *Aranea diademata* und *A. dumetorum* studiert. Bei diesen Spinnen erfolgt offenbar auf die letzte Spermatogonienteilung eine mehr gleichmässige Despiralisation der Autosomen als bei den Lycosiden, denn HARDSche Prochromosomen (vgl. S. 16 und HARD 1939) sind nicht in den Präparaten gefunden worden. Im Leptotän (Fig. 160) habe ich keine polare Orientierung der Chromonemata nachweisen können. Die letzteren füllen den Kernraum oft bis auf einen kleinen Bereich aus, wo die beiden heteropyknatischen X-Chromosomen nahe an der Membran einander dicht genähert liegen. In dem als Zygotän zu bezeichnenden Stadium tritt noch keine Bukettorientierung hervor. Wo sich die freien Enden befinden, kann nur bei wenigen Chromosomen wahrgenommen werden. Wo die Konjugation eingeleitet wird und ob in dieser Hinsicht ein Unterschied zwischen

akrozentrischen und metazentrischen Chromosomen im Falle *Aranea dumetorum* besteht, lässt sich leider nicht feststellen. Im Pachytän ist eine Bukettorientierung bei *Aranea diademata* deutlich vorhanden. Die beiden Enden der Pachynemata befinden sich nahe der Kernmembran in derselben Kernhälfte. Hier liegen auch die beiden stark kondensierten X-Chromosomen ganz dicht beieinander (Fig. 163). Bei *Aranea dumetorum* (Fig. 161) dagegen ist die polare Orientierung der Pachynemata weniger deutlich. Ich habe nur feststellen können, dass wenigstens das eine Ende jedes Pachynemas in derselben Kernhälfte nahe an der Membran zu finden ist. Die X-Chromosomen verhalten sich wie bei *Aranea diademata*.

Im Diplotän habe ich bei den Arten mit lauter akrozentrischen Chromosomen in der Regel ein einziges Chiasma per Bivalent gefunden. Nur ganz vereinzelt kommen bei *Zilla stroemi* solche Bivalente vor, die als Ringbildungen mit zwei Chiasmata gedeutet werden können. Bei *Aranea dumetorum* dagegen sind in den fünf metazentrischen Chromosomenpaaren häufig zwei Chiasmata zu finden. Diese treten aber erst im späteren Diplotän deutlich hervor (Fig. 162, 265). Beide Chiasmata sind dann in der Regel terminal, und das Bivalent bildet einen Ring. Nur selten habe ich im Diplotän solche Bivalente gefunden, wo das eine Chiasma interstitiell ist. Im früheren Diplotän ist es schwierig, die durch »relational coiling« hervorgerufenen Überkreuzungsstellen von den Chiasmata zu unterscheiden. In der Diakinese sind die beiden Chiasmata der Ringbivalente in sämtlichen beobachteten Fällen terminal. Bei *Aranea dumetorum*, wie bei den Spinnen überhaupt, tritt in Schnittpräparaten der Bau sämtlicher Bivalente eines Kerns im Diplotän- oder Diakinesestadium nur selten deutlich hervor. In einem Strichpräparat ist es mir jedoch möglich gewesen, die Ringbivalente in 50 Zellen zu zählen. Hier kamen nämlich Diplotän- und Diakinesestadien besonders zahlreich vor. Das Resultat erhellt aus folgender Übersicht:

Zahl der Ringbivalente in der Zelle:	0	1	2	3	4	5
Zahl der Zellen:	—	2	8	15	13	12

Auch bei anderen Individuen der fraglichen Art fand ich oft 3—5 Ringbivalente in den Kernen. Wo in den metazentrischen Chromosomen nur ein Chiasma vorkommt, ist dieses im späteren Diplotän und in der Diakinese meistens subterminal.

Während des Diplotäns (Fig. 162, 164) und in der Diakinese liegen die beiden stark kondensierten X-Chromosomen bei sämtlichen untersuchten Arten dicht beieinander nahe der Kernmembran.

In der ersten Spermatozytenteilung sind die X-Chromosomen bei sämtlichen Argiopiden meines Materials fast kugelig kondensiert. Sie befinden sich zwischen der Äquatorialebene und dem einen Pol, oft nahe dem letzteren,

und haben sich nicht voneinander getrennt. Bei den Arten mit lauter akrozentrischen Chromosomen sind die Bivalente in der Platte meistens semmel- oder kurz V-förmig, d.h. die Chiasmata sind noch interstitiell. Stabförmige Bivalente mit subterminalem oder terminalem Chiasma kommen bei *Aranea foliata*, *A. diademata* (Fig. 148) und *A. cucurbitina* (Fig. 153) spärlich vor. Diese Bivalente erscheinen in den Metaphaseplatten fast punktförmig. Bei *Aranea dumetorum* können die Ringbivalente in den Metaphaseprofilen sofort erkannt werden (Fig. 152, vgl. auch Fig. 262); in Polansicht tritt ihr Bau dagegen nicht deutlich hervor. Im Profil sind auch die metazentrischen Chromosomen mit nur einem Chiasma sehr charakteristisch (vgl. Fig. 261). Das Chiasma ist terminal und die Chromosomenarme zwischen den Zentromeren und dem Chiasma sind lang in der Richtung der Spindelfasern ausgezogen. Das einzige akrozentrische Autosomenpaar hat ein semmelförmiges Bivalent gebildet, das etwa halb so gross wie die anderen Bivalente ist.

Bei einem Männchen von *Aranea diademata* fand ich ausserhalb der Metaphaseplatte in acht Spermatozyten ausser den X-Chromosomen noch zwei univalente Chromosomen. In fünf Zellen befanden sie sich einander gegenüber jederseits der Platte, in drei Zellen auf derselben Seite und einander mehr oder weniger genähert (vgl. Fig. 169—172).

Bei *Aranea dumetorum* tritt auch in der zweiten Spermatozytenteilung der Unterschied zwischen den metazentrischen und den akrozentrischen Chromosomen deutlich hervor. Die fünf metazentrischen Chromosomen sind in Polansicht in der Metaphase kurz V-förmig. Ausser diesen fünf findet man in den Platten, wo die X-Chromosomen mit zugegen sind (Fig. 159), drei kurz stabförmige Chromosomen und in den Platten, wo die X-Chromosomen fehlen (Fig. 158), nur ein solches. Im ersteren Fall liegen (in 4 Platten, wo sämtliche Chromosomen deutlich hervortreten) zwei der drei stabförmigen Chromosomen, wahrscheinlich X_1 und X_2 , sehr nahe beieinander und etwa parallel (Fig. 159). In den Metaphaseplatten der zweiten Reifeteilung bei *Aranea foliata* und *A. sexpunctata* liegen sämtliche Chromosomen sehr dicht beisammen. Weder bei diesen zwei *Aranea*-Arten noch bei *A. diademata* und *A. angulata* (?) (Fig. 156) können die X-Chromosomen in der zweiten Teilung identifiziert werden. Alle Chromosomen sind hier kurz und dick.

Bei einem ganz jungen Weibchen einer *Aranea*-Art, sehr wahrscheinlich *A. angulata*, habe ich Stadien vom Pachytän bis zur Wachstumsperiode der Oozyte gefunden. Auch hier erfolgt der Übergang von ziemlich langen Pachynemata zu kurzen »Lampenbürstenchromosomen« wahrscheinlich sehr rasch (vgl. *Trochosa* S. 00). In den letzteren treten die Chiasmata nur undeutlich hervor. Die X-Chromosomen können nicht von den Autosomen unterschieden werden.

Die erste Reifeteilung im Ei habe ich bei *Aranea diademata* und *A. dume-*

torum untersucht. Von ersterer Art habe ich eine Prometaphase erhalten (Fig. 167), wo die schon früher (S. 19) in dieser Arbeit erwähnte Anaphasenähnlichkeit zum Vorschein kommt. Die Bivalente haben alle ein subterminales oder terminales Chiasma. Aus zwei Metaphaseplatten (Fig. 165, 166) in der Schnittebene und aus mehreren Metaphaseprofilen (vgl. Fig. 168) habe ich 13 Chromosomen zählen können. Die vier X-Chromosomen des Weibchens bilden also hier zwei Bivalente, die aber nicht von denjenigen der Autosomen unterschieden werden können. Bei *Aranea dumetorum* ist es mir nicht gelungen, Metaphaseplatten in der Schnittebene zu erhalten. In den Präparaten liegen die Platten schräg oder in Profilansicht. Da die Chromosomen sehr dicht gehäuft erscheinen, habe ich nur annähernd 8 zählen können. Der Bau der fünf von metazentrischen Chromosomen gebildeten Bivalente tritt nicht deutlich hervor.

10. Tetragnathidae.

Die Familie ist in meinem Material durch *Tetragnatha extensa* und *Tetragnatha* sp. (*obtusa* oder *dearmata*) vertreten. Für die Untersuchung der Spermatogenese habe ich subadulte Männchen Ende Juli fixiert.

Beide Arten sind einander zytologisch sehr ähnlich. Die Chromosomen sind klein wie bei den Linyphiiden. In einer Spermatogonienplatte von *T. extensa* (Fig. 136) konnten annähernd 22 Chromosomen gezählt werden. Die Chromosomen sind akrozentrisch. Aus den Reifeteilungen habe ich für beide Arten dieselbe (haploide) Zahl 12 gefunden. Es sind hier 10 Autosomen und zwei X-Chromosomen vorhanden. Bei beiden Arten kommen in den Testes grosse polyploide Epithelzellen von ähnlichem Aussehen wie bei einigen Linyphiiden und bei *Gongylidium* vor.

Die Stadien vom Leptotän bis zum Pachytän sind wegen der geringen Kerngrösse schwer in Einzelheiten zu verfolgen. Die beiden X-Chromosomen sind heteropyknotisch und liegen oft bis zum älteren Pachytän getrennt, später aber dicht nebeneinander in der Nähe des proximalen Kernpols.

Bezüglich der Chiasmatype kann erwähnt werden, dass in den Bivalenten in der Regel je ein Chiasma zu finden ist. In einem einzigen Fall habe ich bei *Tetragnatha* sp. einen Diakinesekern mit zwei Ringbivalenten gefunden (Fig. 143). Im Diplotän und in der Diakinese bleiben die stark kondensierten X-Chromosomen dicht beisammen.

In der ersten Spermatozytenteilung zeigen die Autosombivalente V- oder Kreuzform (Fig. 137). Die X-Chromosomen liegen entweder dicht nebeneinander oder etwas voneinander entfernt (Fig. 138) in der Nähe des einen Pols. Beide sind deutlich longitudinal gespalten. In der zweiten Teilung sind alle Chromosomen kurz stabförmig, bisweilen aber fast kugelig kondensiert

(Fig. 141). Bei *Tetragnatha extensa* fand ich zwei Metaphaseplatten mit 10 und eine mit 12 Chromosomen, bei *Tetragnatha* sp. eine mit 12. Meistens konnte die Zahl nur annähernd geschätzt werden, da die Chromosomen dicht gehäuft liegen und einander oft überdecken.

11. Drassidae.

Die Arten in meinem Material sind *Callilepis nocturna*, *Berlandina cinerea*, *Gnaphosa muscorum*, *Haplodrassus cognatus*, *Drassodes lapidosus*, *Poecilochroa variaria* und *Zelotes subterraneus*. Für die Untersuchung der Spermatogenese sind diese Spinnen am besten im Mai-Juni zu fixieren. Auch im August findet man subadulte Männchen, aber z. B. bei *Berlandina cinerea*, die durch ein Ende August fixiertes Individuum vertreten ist, konnte ich nur ganz vereinzelte Zysten mit Reifeteilungen in den Testes finden. Ältere Ovozyten aus einem adulten Weibchen von *Drassodes lapidosus* (im Juni fixiert) wurden untersucht.

Bei sämtlichen Arten habe ich 10 Paar Autosomen und zwei X-Chromosomen gefunden. Sämtliche Chromosomen sind akrozentrisch. Bei *Haplodrassus cognatus* sind sie auffallend gross. Die in Fig. 175 abgebildete Prometaphase (1. Reifeteilung) ist nach einem Azetokarmin-Strichpräparat gezeichnet, in welchem die Chromosomen etwas angeschwollen sind. Dadurch wird die Grössendifferenz gegenüber den Chromosomen der übrigen Arten, bei denen andere Fixier- und Färbmethoden verwendet wurden, noch stärker hervorgehoben. Innerhalb des Sortiments sind bei den untersuchten Arten keine auffallenden Grössenunterschiede nachweisbar. Bei *Callilepis imbecilla* hat PAINTER (1914) ebenfalls 10 Paar Autosomen und zwei X-Chromosomen gefunden. Es ist aber bemerkenswert, dass bei dieser Art die beiden X-Chromosomen bedeutend länger als die Autosomen sind.

In den Spermatogonienplatten liegen in der Regel die Chromosomen dicht gehäuft. Nur bei *Berlandina cinerea* habe ich eine Platte (Fig. 173) gefunden, wo die Chromosomenzahl 22 annähernd festgestellt werden konnte. Die Chromosomen sind hier kürzer als sonst in den Gonien dieser Spinnen.

Die früheren Meiosestadien zeigen bei allen Drassiden in meinem Material ein sehr ähnliches Bild und stimmen wesentlich mit denjenigen der Lycosiden (vgl. *Trochosa ruricola* S. 00) überein. Die X-Chromosomen sind wie gewöhnlich heteropyknotisch und nahe dem proximalen Pol des Kerns zu finden (Fig. 183, 184). Sie sind bisweilen bis zum früheren Pachytän getrennt, liegen aber in späteren Stadien der meiotischen Prophase immer dicht parallel nebeneinander.

Die Tetradengenesse zeigt nichts besonderes von Interesse. Es sei erwähnt, dass in meinem Material keine Ringbivalente zu finden sind. Die Bivalente

haben stets nur ein Chiasma, das noch in der Metaphase der ersten Reifeteilung interstitiell ist. Sowohl V- als kreuzförmige Bivalente kommen vor.

In der ersten Reifeteilung findet man die X-Chromosomen nebeneinander in der Peripherie der Spindel und in der Faserrichtung orientiert. Meistens liegen sie so, dass ihre Distalenden von der Äquatorialebene durchschnitten werden. In der Regel sind sie langgestreckt und ihre Proximalenden zugespitzt, bei dem einzigen Individuum von *Berlandina cinerea* in meinem Material sind sie dagegen kurz und gedrungen (Fig. 178). Auch die Autosomen sind in der ersten Reifeteilung bei diesem Individuum auffallend stark kondensiert. In den X-Chromosomen trat im Äzetokarminpräparat von *Haplodrassus cognatus* die longitudinale Spalte zwischen den Chromatiden besonders deutlich hervor (Fig. 175).

In der zweiten Reifeteilung findet man bei den untersuchten Arten Platten mit 10 und solche mit 12 kurz stabförmigen Chromosomen (Fig. 179—182). Es ist mir nicht gelungen, die X-Chromosomen von den Autosomen zu unterscheiden.

Von *Drassodes lapidosus* habe ich, wie erwähnt, auch Oozyten untersucht und dabei ein Diplotänstadium gefunden, wo alle Chromosomen lang und wenig spiralisiert sind. Ein proximal gelegenes Chiasma kann in einigen Bivalenten wahrgenommen werden. Das Stadium stimmt ganz mit dem von MONTGOMERY (1908) bei *Theridium tepidariorum* beschriebenen überein (vgl. auch S. 22 und 32).

12. Clubionidae.

Die Clubioniden sind in meinem Material durch *Micaria decorata* und drei *Clubiona*-Arten, *C. holosericea*, *C. phragmitidis* und *C. subsultans*, vertreten. Bei *Micaria* kann die ganze Spermatogenese noch bei adulten Männchen im Anfang Juni studiert werden. Die *Clubiona*-Arten habe ich im August (subadulte Männchen) fixiert. Von *Clubiona phragmitidis* wurden auch ältere Oozyten untersucht.

Die haploide Chromosomenzahl ist bei den erwähnten Arten wie bei den Drassiden 12, d.h., beim Männchen sind 10 Paar Autosomen und zwei X-Chromosomen vorhanden. *Micaria* ist wegen ihrer relativ grossen Chromosomen ein günstigeres Studienobjekt als die *Clubiona*-Arten, deren Kern- und Chromosomengrößen merkbar geringer sind. Innerhalb des Sortiments sind weder bei *Micaria* noch bei den *Clubiona*-Arten auffallendere Grössendifferenzen bemerkbar.

Man findet hier wie bei den meisten untersuchten Spinnen 8 Spermatozyten erster Ordnung in ein und derselben Zyste. Ein präleptotänes Prochromosomenstadium von ähnlichem Aussehen wie bei den Lycosiden ist vorhanden.

Im Leptotän bis Pachytän verhalten sich die Autosomen ganz wie bei *Trochosa*, und die polare Orientierung der Chromonemata tritt besonders im Pachytän deutlich hervor (Fig. 186). Die beiden heteropyknotischen X-Chromosomen liegen vom Leptotän an nahe dem proximalen Pol des Kerns und können bis zum späteren Pachytän deutlich voneinander getrennt sein. Im Diplotän liegen sie aber immer dicht nebeneinander und haben sich stärker kondensiert (Fig. 187).

Bei *Micaria decorata* treten die Chiasmata der Autosomen im späteren Diplotän deutlich hervor. Bei dieser Art habe ich in meinen Präparaten lauter proximal gelegene Chiasmata in den Bivalenten gefunden. Jedes Bivalent hat nur ein Chiasma. Fig. 188 zeigt sämtliche Bivalente eines Diakinesekerns. Alle sind V-förmig. Die Chiasmata sind offensichtlich bei dieser Art proximal lokalisiert.

In der Metaphase der ersten Reifeteilung sind die Bivalente bei *Micaria decorata* V- oder semmelförmig. Die Chiasmata sind noch interstitiell. Bei den *Clubiona*-Arten liegen die Bivalente so dicht in der Platte, dass die Chromosomenzahl nicht genau festgestellt werden kann. Aus den Diakinesekernen geht jedoch hervor, dass die Autosomen 10 an der Zahl sind. Ob auch bei den *Clubiona*-Arten lokalisierte Chiasmata vorkommen, ist unsicher.

Sowohl bei *Micaria decorata* wie bei den drei *Clubiona*-Arten liegen in der ersten Spermatozytenteilung die beiden X-Chromosomen in der Peripherie der Spindel zwischen der Äquatorialebene und dem einen Pol und sind dicht nebeneinander in der Faserrichtung orientiert (Fig. 189, 190). In der Interkinese tritt wie gewöhnlich bei den Spinnen die Heteropyknose der X-Chromosomen wieder zum Vorschein. Sie sind stark kondensiert und liegen dicht beisammen. In der zweiten Teilung befinden sich sämtliche Chromosomen sehr dicht in der Platte und sind kurz und dick (Fig. 191).

In der ersten Reifeteilung im Ei bei *Clubiona phragmitidis* sind die meisten Bivalente fast stabförmig, d.h., die Chiasmata sind subterminal. Ich habe in meinen Präparaten leider nur zwei Metaphasen (im Profil) gefunden, und die Chromosomen können hier nicht genau gezählt werden.

13. *Anyphaenidae*.

Bei *Anyphaena accentuata* finden die Reifeteilungen der Spermatogenese wahrscheinlich hauptsächlich im Juli statt, denn die im August fixierten Männchen in meinem Material sind etwas zu alt. Es ist mir jedoch gelungen, die wichtigsten Stadien der Meiose zu erhalten. Ältere Oozyten aus zwei adulten Weibchen wurden im Juni fixiert.

Die Art hat beim Männchen 12 Paar Autosomen und zwei X-Chromosomen. Es möge bemerkt werden, dass PAINTER (1914) bei *Anyphaena saltibunda*

nur 9 Autosomenpaare gefunden hat. Die Chromosomengrösse ist bei *A. accentuata* etwa wie bei den *Clubiona*-Arten. Die X-Chromosomen können nur durch ihr Verhalten von den Autosomen unterschieden werden. Sämtliche Chromosomen sind akrozentrisch.

Spermatogonien kommen in meinem Material nicht vor. Die Zysten enthalten 16 Spermatozyten erster Ordnung. Hier ist also sehr wahrscheinlich mit einer Generation sekundärer Spermatogonien mehr als gewöhnlich bei den Spinnen zu rechnen (vgl. S. 35 und 60!). Meiosestadien vor dem Pachytän kommen in meinen Präparaten nicht vor. In diesem und in den folgenden Stadien der meiotischen Prophase verhalten sich die beiden X-Chromosomen wie bei den *Clubioniden*. In der Diakinese und noch in der ersten Metaphase (im Profil) sind die Autosombivalente entweder kreuz- oder stabförmig. Im letzteren Fall ist das Chiasma subterminal.

In den Metaphaseplatten der ersten Spermatozytenteilung ist es nicht so leicht, die Autosomen exakt zu zählen, weil einige von ihnen sehr nahe beieinander liegen und hier sowohl punktförmige (Stabbivalente in Polansicht) als semmelförmige (Kreuzbivalente in Polansicht) Elemente vorkommen (Fig. 193). Durch Vergleich mit Diakinesekernen habe ich jedoch die Autosomenzahl 12 festgestellt. Die X-Chromosomen liegen nebeneinander in der Peripherie der Spindel. In verschiedenen Metaphasen im Präparat sind sie aber verschieden weit von dem Pol, gegen welchen sie orientiert sind, entfernt. In einem extremen Fall befindet sich das eine X etwa äquidistant zwischen beiden Polen (vgl. Fig. 194). Man erkennt hier deutlich, dass dieses X-Chromosom seiner ganzen Länge nach in der Richtung der Spindelfasern liegt. Das andere X liegt ein wenig näher dem einem Pol. In anderen Metaphaseprofilen befinden sich beide X-Chromosomen ziemlich nahe dem Pol, gegen welchen sie mit ihren proximalen Enden orientiert sind. Vergleicht man die in meinen Präparaten vorhandenen früheren Telophasen, so findet man ganz entsprechend die X-Chromosomen bald näher dem Pol, bald weiter vom Pol entfernt. In der zweiten Reifeteilung konnten die dichtliegenden Chromosomen nicht genau gezählt werden.

In der ersten Reifeteilung im Ei sind die Bivalente bei *Anyphaena accentuata* wie bei *Clubiona phragmitidis* gebaut. In jedem Bivalent findet man ein subterminales Chiasma (Fig. 195). Aus einem schrägen Metaphaseprofil habe ich 14 Chromosomen, also 12 Autosom- und zwei X-Bivalente gezählt.

14. Sparassidae.

Von *Micrommata viridissima*, der einzigen einheimischen Sparasside, ist es mir leider nicht gelungen, Männchen im Frühjahr zu finden, wenn bei dieser Art die Reife eintritt. Das einzige Männchen (subadult) in meinem Material

ist Ende August fixiert worden und zeigt noch keine Reifeteilungen in den Testes. Oozyten aus einem adulten Weibchen wurden für die Untersuchung der ersten Reifeteilung Ende Juni fixiert.

Es hat mir Schwierigkeiten bereitet, aus dem ungenügenden Material bei dieser Art die Chromosomenzahl festzustellen. Bei dem Männchen zeigt das Präparat zwar mehrere Gonienmetaphasen, aber meistens liegen die langgestreckten akrozentrischen Chromosomen in den Platten sehr ungünstig und überdecken einander. In einer Platte habe ich annähernd 35 zählen können (Fig. 196). In einer Prometaphase der ersten Reifeteilung, dem ältesten Meiosestadium im Präparat, habe ich 16 Bivalente gefunden (Fig. 200). Die Zahl der offenbar in diesem Stadium dicht nebeneinander liegenden X-Chromosomen lässt sich hier nicht feststellen. Die früheren Meiosestadien lassen aber vermuten, dass die X-Chromosomen bei dieser Art drei sind.

In mehreren Kernen im Leptotän habe ich nahe der Membran deutlich drei kurze heteropyknotische Chromosomen gefunden. Eine polare Orientierung der Leptonemata ist vorhanden (Fig. 197). Die proximalen Enden der Autosomen sind in einem kleinen Bereich des Kerns gesammelt. Im Pachytän sind die heteropyknotischen Chromosomen ziemlich lang und liegen parallel nebeneinander in der Richtung der Pachynemata, die deutlich polar orientiert sind (Fig. 198). Es ist sehr wahrscheinlich, dass alle diese drei heteropyknotischen Chromosomen X-Chromosomen sind. Mehr Material ist jedoch nötig, um dies endgültig klarzulegen. In der obenerwähnten Prometaphase der ersten Spermatozytenteilung zeigen die Bivalente Kreuz- und V-Form.

Von der ersten Reifeteilung im Ei habe ich in meinen Präparaten nur Metaphaseprofile gefunden. Hier liegen aber die Bivalente so dicht, dass sie nicht annähernd gezählt werden können.

15. *Xysticidae*.

Bei subadulten Männchen von *Xysticus viaticus* und *X. ulmi* habe ich schon im August Reifeteilungen und sogar fertige Spermien gefunden. *Misumena vatia* dagegen zeigt im Spätsommer nur Stadien bis zum späteren Pachytän. Die Reifeteilungen erfolgen bei dieser Art erst nach der Überwinterung. Ich habe auch versucht, Material von *Oxyptila*-Arten und *Coriarachne depressa* zu erhalten; die im Herbst fixierten adulten Männchen dieser Spinnen hatten aber nur fertige Spermien und waren unandwendbar. Erwachsene Oozyten habe ich von *Misumena vatia* und *Xysticus ulmi* untersucht.

Sowohl bei den beiden *Xysticus*-Arten wie bei *Misumena* habe ich 11 Paar Autosomen gefunden. Diese Zahl gibt auch PAINTER (1914) für *Xysticus triguttatus* an. Bei *Xysticus ulmi*, *X. viaticus* und *Misumena vatia* ist beim

Männchen nur ein X-Chromosom vorhanden. Nach PAINTER soll *X. triguttatus* zwei X-Chromosomen haben, nach den von ihm gegebenen Abbildungen (*op. c.*, Taf. 33, Fig. 95, 96) zu schliessen, scheint es mir jedoch wahrscheinlich, dass auch diese Art dem Typus XO zufällt. *Misumena* hat etwas grössere Chromosomen als die beiden *Xysticus*-Arten in meinem Material. Bei den untersuchten Arten sind sämtliche Chromosomen akrozentrisch.

Von *Xysticus viaticus* ist es mir gelungen, sogar zwei Spermatogonienmetaphasen zu erhalten, wo die Chromosomen genau gezählt werden können. Die Zahl ist hier 23 (Fig. 201), was schon andeutet, dass hier nicht der bei den Spinnen gewöhnliche X_1X_2 -Typus vorhanden ist. Die Chromosomen sind relativ kurz und liegen nicht besonders dicht in der Platte.

Das Verhalten des X-Chromosoms in der Meiose ist bei den beiden *Xysticus*-Arten und *Misumena vatia* durchaus gleich. Schon im präleptotänen Stadium kann das X von den Autosomen durch seine schärferen Umrisse unterschieden werden. Die Autosomen sind hier von ähnlichem Aussehen wie bei *Trochosa ruricola*. In den folgenden Stadien bleibt das X-Chromosom nicht in demselben Grad kondensiert wie die beiden X-Chromosomen der anderen hier besprochenen Spinnen. Schon im Leptotän lockert sich sein »relic spiral« (Fig. 206) und das ganze X-Chromosom wird im Zygotän lang und dünn und liegt meistens seiner ganzen Länge nach dicht an der Kernmembran. Sein proximales Ende, wo die Despiralisation begonnen hat, ist zugespitzt und befindet sich nahe dem proximalen Pol, bei welchem auch die proximalen Enden der meisten Zygonemata gesammelt sind. Das X-Chromosom ist deutlich dicker als die Zygonemata und kann ausserdem an seiner stärkeren Färbbarkeit (HEIDENHAIN, FEULGEN) und seiner isolierten Lage im Kern erkannt werden (Fig. 207). Im Pachytän wird das X etwa doppelt so dick wie die Pachynemata (Fig. 208, 209, 268). Im Diplotän zeigen sowohl die Autosomen als das X-Chromosom etwa denselben Zustand der Spiralisierung. In dem stabförmigen X lässt sich jetzt eine longitudinale Spalte wahrnehmen.

Die Tetradengenese der Autosomen zeigt nichts von besonderem Interesse. Das einzige Chiasma in jedem Bivalent ist in der Diakinese noch interstitiell. Man findet hier Bivalente vom V- und Kreuztypus.

In der Metaphase der ersten Reifeteilung liegt das stabförmige X-Chromosom in der Peripherie der Spindel in der Faserrichtung orientiert und mit seinem proximalen Ende nahe dem einen Pol (Fig. 204). In den Metaphaseplatten tritt bei den drei Arten in meinem Material die Zahl der Autosomen (11) meistens deutlich hervor, weil die Bivalente nicht besonders dicht liegen (vgl. Fig. 202, 203). In der Interkinese ist das X stärker kondensiert als in der Metaphase der ersten Teilung. In der zweiten Spermatozytenteilung sind alle Chromosomen kurz stabförmig. Sie liegen aber in den Metaphase-

platten ziemlich dicht gehäuft und sind deshalb meistens schwer genau zu zählen. In einer Platte von *Xysticus ulmi* und in einer von *Misumena vatia* tritt jedoch die Zahl 11 hervor. In vier Anaphasen der zweiten Teilung konnte ich bei einem Individuum von *X. viaticus* beobachten, dass ein Chromosom sich später als die übrigen geteilt hat (Fig. 211).

In ausgewachsenen Oozyten von *Misumena vatia* konnte ich in einem Präparat feststellen, dass die Chromosomen nach dem diffusen Stadium alle lang und fadendünn sind, ganz wie bei *Trochosa*. Die Chiasmata traten in diesem Stadium noch nicht deutlich hervor, denn die Diplonemata lagen sehr dicht umeinander gewunden und waren äusserst schwach FEULGEN-positiv.

Von *Xysticus ulmi* habe ich die erste Reifeteilung im Ei untersucht. In zwei Platten konnten 12 kurze fast stabförmige Bivalente gezählt werden (vgl. 205). Das einzige Chiasma in jedem Bivalent ist terminal oder subterminal. Man findet hier also 11 Autosombivalente und ein X-Bivalent.

16. *Philodromidae*.

Die Philodromiden sind in meinem Material durch 4 *Philodromus*-Arten sowie *Tibellus oblongus* und *Thanatus formicinus* vertreten. Bei allen diesen habe ich die Spermatogenese untersucht, bei *Philodromus aureolus* auch die erste Reifeteilung im Ei. Die Männchen von *Ph. emarginatus* wurden im Mai kurz vor der letzten Häutung fixiert. Man findet dann alle Stadien vom Leptotän bis zu den fertigen Spermien. Von *Ph. aureolus* sind schon im August fixierte subadulte Männchen anwendbar, aber die Zysten mit Reifeteilungen sind nach der Überwinterung zahlreicher. *Ph. laevipes* muss im Frühling oder im Spätherbst untersucht werden, denn in adulten Männchen Anfang Juni habe ich nur fertige Spermien gefunden. Das einzige anwendbare Männchen (subadult) dieser Art in meinem Material ist Ende September fixiert worden. Zysten mit Reifeteilungen kamen aber sehr spärlich in den Testes vor, und die allermeisten Zysten enthielten Spermatozyten im Pachytänstadium. *Ph. histrio* ist dadurch interessant, dass bei Männchen, deren Palpenendglied kaum merkbar angeschwollen ist, im Anfang September schon zahlreiche Zysten mit Reifeteilungen und sogar fertige Spermien vorkommen. Bei im Herbst fixierten subadulten Männchen von *Tibellus oblongus* und *Thanatus formicinus* konnte ich in den Testes höchstens ganz vereinzelte Zysten mit Reifeteilungen finden. Diese Spinnen werden erst im Frühling reif. Bei adulten Männchen von *Tibellus oblongus* fand ich aber Anfang Juni nur fertige Spermien.

Die vier *Philodromus*-Arten sind einander karyologisch sehr ähnlich. Sie haben beim Männchen 13 Paar Autosomen und zwei X-Chromosomen. Die

letzteren sind *verschieden lang*, was am deutlichsten in Profilen der ersten Spermatozytenteilung hervortritt (Fig. 222). Das eine X ist etwa $\frac{2}{3}$ so lang wie das andere. Die Autosomen zeigen innerhalb des Sortiments keine auffallenden Grössendifferenzen. *Ph. laevipes* hat etwas grössere Chromosomen als die drei übrigen Arten (vgl. Fig. 212—215). *Thanatus formicinus* hat wie die *Philodromus*-Arten 13 Paar Autosomen, aber die beiden X-Chromosomen sind etwa gleich lang. Bei *Tibellus oblongus* dagegen habe ich nur 11 Paar Autosomen gefunden. Die beiden X-Chromosomen sind bei dieser Art ungleich lang. Das eine X ist etwa um ein Viertel kürzer als das andere. Bei allen erwähnten Philodromiden sind sämtliche Chromosomen akrozentrisch.

In bezug auf den Verlauf der Spermatogenese zeigen diese Spinnen eine grosse Übereinstimmung mit den Lycosiden. Die beiden heteropyknotischen X-Chromosomen liegen im Leptotän und bisweilen noch im Zygotän deutlich voneinander getrennt, aber immer nahe der Kernmembran (vgl. Fig. 217). Im Pachytän liegen sie dicht nebeneinander (Fig. 218), so auch im Diplotän und in der Diakinese.

In jedem Autosombivalent wird nur ein Chiasma gebildet, das in der Regel in der Metaphase der ersten Spermatozytenteilung deutlich interstitiell ist. Die Bivalente sind meistens kreuz- oder V-förmig.

In meinen Präparaten von *Philodromus emarginatus* und *Ph. laevipes* habe ich Prometaphasen der ersten Spermatozytenteilung gefunden, in welchen die schon mehrmals in dieser Arbeit besprochene Anaphasenähnlichkeit zum Vorschein kommt (vgl. Fig. 219). In den Metaphaseplatten bei den Philodromiden zeigen die Bivalente in Polansicht meistens V- oder Semmelform. Es kommen vereinzelt auch solche Bivalente vor, die fast punktförmig erscheinen (*Ph. emarginatus*, Fig. 213; *Ph. histrio*, Fig. 214). Die Chiasmata sind hier subterminal. In der in Fig. 215 abgebildeten Platte von *Ph. laevipes* sind alle Chromosomen stark kondensiert, und der Bau der Bivalente tritt dadurch im Präparat weniger deutlich hervor. Die X-Chromosomen liegen bei den untersuchten Philodromiden nebeneinander in der Peripherie der Spindel und meistens näher dem einen Pol, gegen welchen sie mit ihren proximalen Enden orientiert sind. Bei *Philodromus aureolus*, *Ph. emarginatus* und *Tibellus oblongus* können sie bisweilen in fast äquidistanter Lage hinsichtlich der Pole gefunden werden. In den wenigen Metaphasen im Präparat von *Ph. laevipes* sind X_1 und X_2 nahe dem einen Pol gelegen. Bei dieser Art habe ich die in meinen Präparaten überhaupt seltene frühe Anaphase der ersten Reifeteilung gefunden (Fig. 223). In diesem Fall haben sich die homologen Chromosomen in der Peripherie der Platte getrennt und sind ein wenig gegen die Pole gerückt. Im Zentrum der Äquatorialebene hängen sie aber noch als Bivalente zusammen. Es ist bemerkenswert, dass in diesem Fall der Abstand zwischen Zentromer und Pol für sämtliche Chromosomen in Frage

etwa gleich ist. Aus dieser einzigen Beobachtung lassen sich jedoch keine generellen Konklusionen ziehen. In frühen Telophasen habe ich bei *Philodromus emarginatus* und *Ph. aureolus* (Fig. 224) deutlich feststellen können, dass die X-Chromosomen ganz ähnlich wie bei *Trochosa ruricola* (vgl. S. 20) den Autosomen nachbleiben.

In der zweiten Spermatozytenteilung sind bei den vier *Philodromus*-Arten und *Tibellus oblongus* alle Chromosomen kurz stabförmig (vgl. Fig. 227—229). Bei *Thanatus formicinus* erscheinen sie in den Platten fast kugelig (Fig. 230, 231). Da die Chromosomen meistens deutlich voneinander getrennt liegen, können sie in den Platten genau gezählt werden. Es ist aber nicht möglich, die X-Chromosomen von den Autosomen zu unterscheiden.

Die erste Reifeteilung im Ei habe ich bei *Philodromus aureolus* untersucht. Es ist mir leider nicht gelungen, Metaphaseplatten in der Schnittebene zu erhalten, aus mehreren Profilen und einer Prometaphase (Fig. 226) lässt sich jedoch feststellen, dass die Bivalente von ähnlichem Bau wie in der Spermatogenese sind. Die beiden X-Bivalente habe ich nicht von denjenigen der Autosomen unterscheiden können.

17. Salticidae.

Die Salticiden im Material sind *Myrmarachne formicaria*, *Sitticus terebratus*, *Salticus scenicus*, *Pseudicius encarpatus*, *Dendryphanthes rudis* und *Evarcha falcata*. Für Untersuchung der Spermatogenese kann von *Myrmarachne formicaria* geeignetes Material sowohl im Vor- als im Spätsommer erhalten werden. Bei *Sitticus terebratus*, *Dendryphanthes rudis* und *Pseudicius encarpatus* werden die Männchen hauptsächlich im Spätsommer reif, und mein Material ist darum im August fixiert. *Evarcha falcata* habe ich (subadult) im Juni fixiert, *Salticus scenicus* (adult) im Mai.

Im Vergleich zu den anderen Spinnen haben die Salticiden des Materials auffallend grosse Kerne und Chromosomen. Mit Ausnahme von *Myrmarachne formicaria* sind die Arten einander karyologisch sehr ähnlich. Die Zahl der Autosomen ist (haploid) 13, bei *Myrmarachne* jedoch nur 11. Die X-Chromosomen sind zwei, bei *Myrmarachne* habe ich aber nur ein X gefunden. Sämtliche Chromosomen sind bei allen Arten meines Materials akrozentrisch.

Die spermatogonialen Chromosomen sind bei *Evarcha* und *Myrmarachne* lang stabförmig, liegen aber dicht in den Metaphaseplatten und überdecken einander. Es ist mir deshalb nicht möglich gewesen, sie genau zu zählen.

Im präleptotänen Stadium (Fig. 238) findet man Prochromosomen von ähnlichem Typus wie bei *Trochosa ruricola*. Bei *Evarcha falcata* können die kompakten X-Chromosomen leicht von den in diesem Stadium infolge der beginnenden Despiralisation etwas gelockerten Autosomen unterschieden wer-

den. Der Übergang vom Leptotän zum Zygotän ist schwer zu verfolgen. Im späteren Zygotän und im Pachytän ist eine Bukettorientierung der Chromonemata, ähnlich derjenigen bei *Trochosa* und vielen anderen Spinnen in meinem Material, deutlich vorhanden. Vom Leptotän bis zum Pachytän liegen die beiden heteropyknotischen X-Chromosomen (bei den Arten mit zwei solchen) in der Regel nahe beieinander an dem proximalen Pol des Kerns. Bei *Evarcha falcata* sind sie aber oft noch im Pachytän deutlich voneinander getrennt (Fig. 240). Bisweilen berühren sie einander mit ihren zugespitzten Proximalenden (Fig. 241). Dicht parallel gelagerte X-Chromosomen kommen bei dieser Art im Pachytän nur selten vor. X_1 und X_2 sind bei *Evarcha falcata*, *Salticus scenicus* und *Dendryphanthes rudis* im Zygotän und Pachytän auffallend lang. Im Diplotän haben sie sich jedoch stärker kondensiert und liegen parallel nebeneinander. Bei *Myrmarachne formicaria* ist das X-Chromosom ebenfalls heteropyknotisch (Fig. 244) und im Zygotän und Pachytän merkbar länger als in den folgenden Stadien der meiotischen Prophase.

In den Autosombivalenten kommt in der Regel nur je ein Chiasma vor, das meistens noch in der ersten Spermatocyteinteilung interstitiell ist. Die Bivalente sind dann von V- und Kreuzform. Stabförmige Bivalente mit fast vollständig terminalisiertem Chiasma habe ich vereinzelt im Sortiment bei *Evarcha falcata* und *Dendryphanthes rudis* gefunden. Ringbivalente mit zwei Chiasmata können bei *Pseudicius encarpatus* vorkommen, denn in einer der wenigen Metaphasen im Präparat ist ein solches vorhanden (Fig. 233).

Aus den Metaphaseplatten der ersten Spermatocyteinteilung kann die Zahl der Autosomen bei den Salticiden ohne besondere Schwierigkeiten festgestellt werden. Die Bivalentenform wurde schon oben besprochen. Es möge noch hinzugefügt werden, dass in den Platten von *Myrmarachne formicaria* mehrere Bivalente auffallend lang V-förmig sind (Fig. 237). Das Chiasma ist in diesen Bivalenten proximal gelegen. Bei *Sitticus terebratus* erscheinen die Chromosomen in den Platten stark kondensiert und in Polansicht durchgehend semmelförmig (Fig. 236). Bei den Arten mit zwei X-Chromosomen sind diese in der ersten Metaphase kurz und dick, bei *Evarcha falcata* nur halb so lang wie im Pachytän. Sie befinden sich ausserhalb der Metaphaseplatte, liegen aber deutlich voneinander getrennt und ziemlich nahe dem einen Pol (Fig. 242, 243). Eine longitudinale Spalte kann in den X-Chromosomen deutlich wahrgenommen werden. Bei *Myrmarachne* ist das X relativ lang und liegt in der Richtung der Spindelfasern orientiert. Sein proximales Ende befindet sich nahe dem einen Pol (Fig. 245).

In der Interkinese liegen die heteropyknotischen X-Chromosomen (bei den Arten mit zwei solchen) meistens dicht beisammen (Fig. 247), aber bei *Evarcha falcata* können sie bisweilen voneinander weit getrennt im Kern liegen (Fig. 246). In der zweiten Spermatocyteinteilung (Fig. 248, 271) zeigen

alle Chromosomen etwa dieselbe Kondensationsstufe wie in der ersten Teilung. Sie liegen oft so ungünstig in der Platte, dass sie nicht genau gezählt werden können. Die Dyaden sind in Profil V-förmig, d.h., die Chromatiden hängen nur proximal zusammen. Eine solche Dyade kann leicht als zwei einander teilweise überdeckende Chromosomen gedeutet werden (vgl. Fig. 248).

Bei einem Individuum von *Myrmarachne formicaria* habe ich in 5 Fällen observiert, dass ein Chromosom in der zweiten Spermatozytenteilung sich später als die anderen geteilt hat (Fig. 249). Es ist bemerkenswert, dass ich dasselbe Phänomen auch bei *Xysticus viaticus*, einer Art, die im männlichen Geschlecht ebenfalls ein X-Chromosom hat, beobachtet habe. Eventuell könnte das »nachhinkende« Chromosom das X sein.

18. Dictynidae.

Die Familie *Dictynidae* ist in meinem Material durch *Dictyna arundinacea* vertreten. Die im Spätsommer fixierten Männchen zeigen nur Spermatogenesestadien bis zum älteren Pachytän, Zysten mit Reifeteilungen habe ich jedoch in zwei im Anfang Juni fixierten subadulten Individuen gefunden.

Die Kern- und Chromosomengröße ist bei *Dictyna arundinacea* relativ gering, und es hat mir Schwierigkeiten bereitet, die Chromosomenzahl genau festzustellen. In zwei Gonienplatten konnte ich annähernd 23—24 Chromosomen zählen (vgl. Fig. 250). Die Autosomen, sehr wahrscheinlich 11 Paar, sind metazentrisch und in den Gonienplatten V-förmig. Es ist auf Grund meiner Präparate nicht leicht zu urteilen, ob diese Art beim Männchen zwei akrozentrische X-Chromosomen oder ein metazentrisches X hat. Da ich aber in zwei Kernen im Zygotän zwei ziemlich deutlich getrennte heteropyknotische Chromosomen gefunden habe, scheint es mir wahrscheinlicher, dass die X-Chromosomen zwei sind. In den Gonienmetaphasen liegen sie offenbar nahe beieinander und können nicht von einem V-förmigen Autosom unterschieden werden.

Das Leptotän ist schwer näher zu analysieren, weil der Kern fast ganz von einem Fadengewirr angefüllt ist. Die X-Chromosomen treten nicht deutlich hervor. Im Zygotän ist schon eine deutliche polare Orientierung der Zygonemata vorhanden. Es scheint, wie wenn alle freien Enden in derselben Hälfte des Kerns zu finden wären. In der anderen Hälfte des Kerns sind die medianen Partien der Zygonemata in einem beschränkten Bereich nahe der Membran dicht zusammengedrängt. Hier liegt auch das heteropyknotische X-Doppelgebilde (Fig. 251). Nur in zwei Kernen scheinen, wie oben erwähnt wurde, zwei getrennte X-Chromosomen vorhanden zu sein. Im Pachytän ist noch die beschriebene Orientierung der Chromonemata zu finden. Jetzt befinden sich aber die freien Enden näher einander, und die medianen Partien der Chromonemata liegen weniger dicht (Fig. 252). Das X-Doppelgebilde hat seine

Tabelle II. Die Chromosomenzahlen der zytologisch untersuchten Spinnen.

	G.	Diplo.	I. Zyte	II. Zyte		n	
ORTHOGNATHA							
<i>Aviculariidae</i>							
Dugesiella hentzi	♂	—	21 + XO	—	—	22	PAINTER 1914 (beurt. nach Abb.)
LABIDOGNATHA							
<i>Ecribellatae</i>							
<i>Pholcidae</i>							
Spermaphora meridionalis	♂	—	? + X ₁ O + X ₂ O	—	—	?	PAINTER 1914
<i>Therididae</i>							
Theridium tepidariorum	♂	—	10 + X ₁ O + X ₂ O	10	12	12	MONTGOMERY 1908
» »	♀	—	12	12		12	
Steatoda bipunctata	♂	—	10 + X ₁ O + X ₂ O	—	—	12	
<i>Linyphiidae</i>							
Leptyphanthes minutus	♂	—	11 + X ₁ O + X ₂ O	—	—	13	PAINTER 1914
Drapetisca socialis	♂	24	11 + X ₁ O + X ₂ O	—	—	13	
Linyphia marginata	♂	—	10? + X ₁ O + X ₂ O	—	—	12?	
» resupina domestica	♂	—	11? + X ₁ O + X ₂ O	—	—	13?	
» sp.	♂	—	11 + X ₁ O + X ₂ O	—	—	13	
<i>Micryphantidae</i>							
Gongylidium rufipes	♂	—	10 + X ₁ O + X ₂ O	—	—	12	
<i>Argiopidae</i>							
Meta reticulata	♂	—	11 + X ₁ O + X ₂ O	—	—	13	

Aranea sericata	♂	23(?)	11 + X ₁ O + X ₂ O	11	13	13	BERRY 1906
» angulata ?	♂	—	11 + X ₁ O + X ₂ O	11	13	13	
» sexpunctata	♂	—	11 + X ₁ O + X ₂ O	—	—	13	
» dumetorum	♂	14	6 + X ₁ O + X ₂ O	6	8	8	
» »	♀	—	8?	—	—	8	
» foliata	♂	24	11 + X ₁ O + X ₂ O	—	—	13	
» diademata	♂	—	11 + X ₁ O + X ₂ O	11	13	13	
» »	♀	—	13	—	—	13	
» cucurbitina	♂	—	11 + X ₁ O + X ₂ O	—	—	13	
Zilla stroemi	♂	—	11 + X ₁ O + X ₂ O	—	—	13	
<i>Tetragnathidae</i>							
Tetragnatha extensa	♂	± 22	10 + X ₁ O + X ₂ O	10	12	12	
» sp. (obtusa ?)	♂	—	10 + X ₁ O + X ₂ O	—	12	12	
<i>Agalenidae</i>							
Agalena naevia	♂	—	16? + X ₁ O + X ₂ O	—	—	18?	WALLACE 1909 (beurt. nach Abb.)
Tegenaria derhami	♂	—	16? + X ₁ O + X ₂ O + X ₃ O	16?	19?	19?	
» » ?	♂	—	18(?) + X ₁ O + X ₂ O + X ₃ O	18(?)	19	21(?)	SOKOLSKA 1925
Hahnia nava	♂	—	16 + X ₁ O + X ₂ O	—	—	18	
» »	♀	—	18	—	—	18	
<i>Argyronetidae</i>							
Argyroneta aquatica	♂	—	11? + X ₁ O + X ₂ O	—	—	13?	
<i>Pisauridae</i>							
Pisaura listeri	♂	—	13 + X ₁ O + X ₂ O	13	15	15	PAINTER 1914
Dolomedes fimbriatus	♂	—	11 + X ₁ O + X ₂ O	11	—	13	
» fontanus	♂	—	12 + m + X ₁ O + X ₂ O	—	—	15	

	G.	Diplo.	I. Zyte	II. Zyte	n	
<i>Lycosidae</i>						
<i>Tarentula pulverulenta</i>	♂	—	13 + X ₁ O + X ₂ O	13 15	15	
» <i>aculeata</i>	♂	—	13 + X ₁ O + X ₂ O	13 15	15	
<i>Xerolycosa nemoralis</i>	♂	—	12 + X ₁ O + X ₂ O	— —	14	
» <i>miniata</i>	♂	—	10 + X ₁ O + X ₂ O	10 12	12	
<i>Lycosa insopita</i>	♂	28(?)	13(?) + X ₁ O + X ₂ O	13—15(?)	15(?)	MONTGOMERY 1905
» <i>communis</i>	♂	—	10 + X ₁ O + X ₂ O	— —	12	PAINTER 1914
» <i>saccata</i>	♂	±28	13 + X ₁ O + X ₂ O	13 15	15	
» <i>paludicola</i>	♂	—	13 + X ₁ O + X ₂ O	13 15	15	
» <i>monticola</i>	♂	—	13 + X ₁ O + X ₂ O	13 15	15	
» <i>fluviatilis</i>	♂	—	13 + X ₁ O + X ₂ O	13 15	15	
»	♀	—	—	15	15	
» <i>pullata</i>	♂	—	13 + X ₁ O + X ₂ O	— —	15	
» <i>tarsalis</i>	♂	—	12 + m + X ₁ O + X ₂ O	— —	15	
<i>Schizocosa crassipes</i>	♂	22	10 + X ₁ O + X ₂ O	10 12	12	HARD 1936
<i>Trochosa ruricola</i>	♂	26	12 + X ₁ O + XO	12 14	14	
»	♀	28	14	14	14	
» <i>spinipalpis</i>	♂	—	12 + X ₁ O + X ₂ O	— —	14	
<i>Pirata piraticus</i>	♂	—	12 + X ₁ O + X ₂ O	12 14	14	
» <i>uliginosus</i>	♂	—	11 + X ₁ O + X ₂ O	— —	13	
<i>Arctosa leopardus</i>	♂	—	12 + X ₁ O + X ₂ O	12 14	14	
» <i>alpigena</i>	♂	—	12 + X ₁ O + X ₂ O	— —	14	
<i>Oxyptidae</i>						
<i>Oxyopes ramosus</i>	♂	21	10 + XO	10 11	11	
» <i>salticus</i>	♂	—	10 + X ₁ O + X ₂ O (?)	— —	12(?)	PAINTER 1914

<i>Drassidae</i>						
<i>Callilepis nocturna</i>	♂	—	$10 + X_1O + X_2O$	10	12	12
» <i>imbecilla</i>	♂	—	$10 + X_1O + X_2O$	10	12	12
<i>Berlandina cinerea</i>	♂	± 22	$10 + X_1O + X_2O$	10	12	12
<i>Drassodes lapidosus</i>	♂	—	$10 + X_1O + X_2O$	10	—	12
<i>Haplodrassus cognatus</i>	♂	—	$10 + X_1O + X_2O$	—	—	12
<i>Gnaphosa muscorum</i>	♂	—	$10 + X_1O + X_2O$	10	12	12
<i>Zelotes subterraneus</i>	♂	—	$10 + X_1O + X_2O$	10	12	12
<i>Poecilochroa variana</i>	♂	—	$10 + X_1O + X_2O$	10	12	12
<i>Clubionidae</i>						
<i>Clubiona holosericea</i>	♂	—	$10 + X_1O + X_2O$	—	—	12
» <i>subsultans</i>	♂	—	$10 + X_1O + X_2O$	—	12	12
» <i>phragmitidis</i>	♂	—	$10 + X_1O + X_2O$	10	12	12
<i>Micaria decorata</i>	♂	—	$10 + X_1O + X_2O$	10	12	12
<i>Anyphaenidae</i>						
<i>Anyphaena accentuata</i>	♂	—	$12 + X_1O + X_2O$	—	—	14
» »	♀	—	14	—	—	14
» <i>saltibunda</i>	♂	—	$9 + X_1O + X_2O$	9	11	11
<i>Sparassidae</i>						
<i>Micrommata viridissima</i>	♂	± 35	$16? + X_1O + X_2O + X_3O?$	—	—	19?
<i>Xysticidae</i>						
<i>Xysticus triguttatus</i>	♂	—	$11 + X_1O + X_2O (?)$	11	13(?)	13(?)
» <i>viaticus</i>	♂	23	$11 + XO$	—	—	12
» <i>ulmi</i>	♂	—	$11 + XO$	11	—	12
» »	♀	—	12	—	—	12
<i>Misumena vatia</i>	♂	—	$11 + XO$	11	—	12

PAINTER 1914

PAINTER 1914

PAINTER 1914

	G.	Diplo.	I. Zyte	II. Zyte	n	
<i>Philodromidae</i>						
<i>Philodromus laevipes</i>	♂	—	$13 + X_1O + X_2O$	— —	15	
» <i>emarginatus</i>	♂	—	$13 + X_1O + X_2O$	13 15	15	
» <i>aureolus</i>	♂	—	$13 + X_1O + X_2O$	13 15	15	
» <i>histrio</i>	♂	—	$13 + X_1O + X_2O$	— —	15	
<i>Thanatus formicinus</i>	♂	—	$13 + X_1O + X_2O$	13 15	15	
<i>Tibellus oblongus</i>	♂	—	$11 + X_1O + X_2O$	11 13	13	
<i>Salticidae</i>						
<i>Myrmarachne formicaria</i>	♂	—	$11 + XO$	— —	12	
<i>Maevia vittata</i>	♂	28	$13 + X_1O + X_2O$	13 15	15	PAINTER 1914
» »	♀	30 (29)	—	—	15	PAINTER 1914
<i>Sitticus terebratus</i>	♂	—	$13 + X_1O + X_2O$	13 15	15	
<i>Pseudicius encarpatus</i>	♂	—	$13 + X_1O + X_2O$	— —	15	
<i>Salticus scenicus</i>	♂	—	$13 + X_1O + X_2O$	— —	15	
<i>Dendryphanthes rudis</i>	♂	—	$13 + X_1O + X_2O$	— —	15	
<i>Evarcha falcata</i>	♂	—	$13 + X_1O + X_2O$	13 15	15	
<i>Cribellatae</i>						
<i>Dictynidae</i>						
<i>Dictyna arundinacea</i>	♂	±24	$11? + X_1O + X_2O$	11 13? (12)	13?	
<i>Amaurobidae</i>						
<i>Amaurobius sylvestris</i>	♂	—	$16 + X_1O + X_2O$	16 18	18	PAINTER 1914

Position nicht gerändert. Da im Präparat weder im Zygotän noch im Pachytän Zentrosomen sichtbar sind, ist es schwer zu urteilen, wo der proximale Pol des Kerns liegt. Einerseits kann man sich denken, dass die freien Enden der Chromonemata von dem Pol attrahiert werden, andererseits, dass die medianen zentromertragenden Partien und das X-Doppelgebilde nahe dem Pol liegen. Das Diplotän- und Diakinesestadium sind in meinen Präparaten selten und schwer zu analysieren, weil die Chromosomen in den kleinen Kernen dicht liegen.

In Metaphaseprofilen der ersten Spermatozytenteilung tritt der metazentrische Bau der Autosomen deutlich hervor. Die Bivalente zeigen nur je ein einziges terminales oder subterminales Chiasma (Fig. 254). In keinem Fall konnten Ringbivalente gefunden werden. Das X-Doppelgebilde liegt ziemlich nahe dem einen Pol. Wegen der dichten Häufung der Bivalente ist es mir nicht gelungen, die Zahl der Autosomen in den Metaphaseplatten genau festzustellen.

In den Platten der zweiten Spermatozytenteilung habe ich lauter V-förmige Chromosomen gefunden. In zwei Platten konnte ich 11 Chromosomen zählen (vgl. Fig. 256). In einer dritten scheinen 12 vorhanden zu sein (Fig. 255). Auch wenn die X-Chromosomen wirklich zwei an der Zahl sind, ist es möglich, dass sie dicht nebeneinander liegen und dann nicht von einem V-förmigen Autosom unterschieden werden können. In den übrigen Metaphaseplatten in meinen Präparaten liegen alle Chromosomen sehr dicht und können nur annähernd gezählt werden.

IV. Diskussion.

1. Die Chromosomenzahlen und die Chromosomenmorphologie der Spinnen.

Wie aus der Beschreibung der Chromosomenverhältnisse in den verschiedenen Spinnenfamilien hervorgeht, fallen die beobachteten Chromosomenzahlen innerhalb enger Grenzen. Die haploide Zahl variiert in meinem Material zwischen 8 und 19. PAINTER (1914) gibt als höchste haploide Zahl 23 (*Dugesella hentzi*) und als niedrigste 11 (*Anyphaena saltibunda*) an. Bei *Dugesella hentzi* ist jedoch die Zahl sehr wahrscheinlich 22 (vgl. S. 59). Aus dem Diagramm (S. 56), wo auch die Zahlenangaben PAINTERS (*op. c.*), MONTGOMERYS (1905) und HARDs (1939) beachtet worden sind, geht hervor, dass die häufigsten Zahlen bei den bisher untersuchten Spinnen 12, 13 und 15 sind.

Nach FEDERLEY (1938) ist die Chromosomenzahl ein phänotypisches Merkmal, das teils von Genen, teils von der Umwelt bestimmt wird. Bei Lepidopteren, Trichopteren, Heteropteren und Homopteren besitzen wahr-

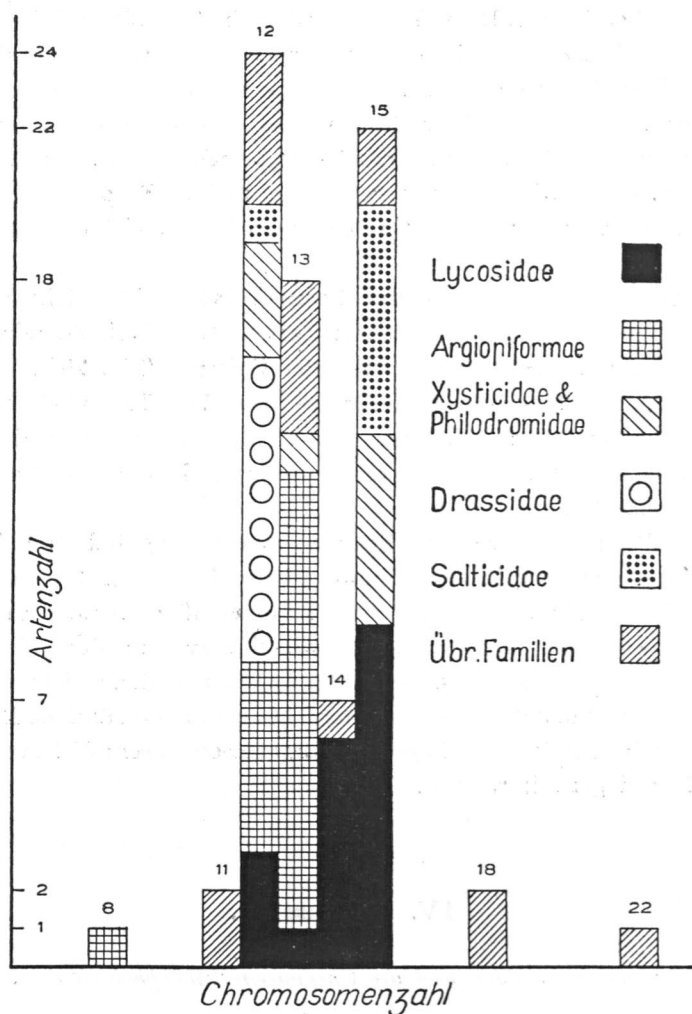


Diagramm. Die haploide Chromosomenzahl in verschiedenen Spinnengruppen. Abszisse: Die Chromosomenzahlen. Ordinate: Zahl der untersuchten Arten. Unter *Argiopiiformae* sind die Familien *Therididae*, *Linyphiidae*, *Micryphantidae*, *Argiopidae* und *Tetragnathidae* zusammengefasst. Einige hinsichtlich der Chromosomenzahl ganz unsichere Fälle sind im Diagramm nicht berücksichtigt worden.

scheinlich die Chromosomen kein bestimmt lokalisiertes Zentromer, und offenbar können hier Veränderungen der Chromosomenzahl durch Fusion bzw. Fragmentierung zustandekommen (vgl. FEDERLEY 1937, 1938, 1943; WHITE 1945; SCHRADER 1947). Bei den Spinnen dagegen haben die Chromosomen, wie wahrscheinlich bei der grossen Mehrzahl der bisher zytologisch untersuchten Organismen, ein lokalisiertes Zentromer. Geht man von der zur Zeit

obwaltenden Auffassung aus, dass Zentromeren nicht *de novo* entstehen, so kann eine Vermehrung der Chromosomenzahl am einfachsten durch Verdoppelung eines Zentromers mit umgebenden Segmenten geschehen. Auch durch einen Bruch im Zentromer und darauffolgende Isochromosomenbildung können theoretisch die Chromosomen vermehrt werden. Diese Erscheinung ist aber bisher nicht im Tierreich sicher nachgewiesen worden (vgl. DARLINGTON 1940). Über Polyploidie bei Spinnen sind in der Literatur keine Angaben zu finden. Bei einigen argiopiformen Spinnen kommen aber polypleide Epithelzellen im Testis vor, die sehr wahrscheinlich durch Endomitose entstanden sind. Eine Verminderung der Chromosomenzahl kann durch Verlorengang eines Zentromers mit umgebenden Segmenten erfolgen. Durch Fusion entstandene polyzentrische Chromosomen sind bei den Araneen nicht nachgewiesen worden.

Unter den *Aranea*-Arten in meinem Material gibt es aber einen Fall, der deutlich im Zusammenhang mit dem sog. »ROBERTSONSchen Gesetz« (ROBERTSON 1916) steht. Gemäss dieser Regel (kein eigentliches Gesetz) kann ein metazentrisches Chromosom bei einer Art zweien akrozentrischen Chromosomen einer verwandten Art entsprechen. *Aranea dumetorum* hat nur 8 Chromosomen (haploid), von welchen 5 (Autosomen) metazentrisch, die übrigen 3 (1 Autosom und 2 X-Chromosomen) akrozentrisch sind. Die Zahl der Chromosomenarme ist hier also insgesamt 13 und dieselbe, die ich bei anderen *Aranea*-Arten mit lauter akrozentrischen Chromosomen gefunden habe. Es ist bemerkenswert, dass bei *Aranea foliata*, die wohl im Habitus und bezüglich ihrer Biologie *A. dumetorum* am nächsten steht, auch nur akrozentrische Chromosomen vorhanden sind. Es würde hier zu weit führen, ähnliche Beispiele aus anderen Tiergruppen aufzuzählen. WHITE (1945, p. 161—173) gibt eine Übersicht der bekanntesten Fälle, wo Robertsons Gesetz angewandt werden kann. Die Erklärung des Phänomens nach modernen Prinzipien der Zytologie hat Schwierigkeiten bereitet. Nach WHITE (*op. c.*) ist es wahrscheinlicher, dass zwei akrozentrische Chromosomen durch »centric fusion« zu einem metazentrischen geworden sind, als dass ein Vorgang in entgegengesetzter Richtung stattgefunden hätte. Die zentrische Fusion soll nicht als eine Fusion von Zentromeren aufgefasst werden, sondern wird als ein Translokationsprozess gedeutet. Es würde hier zu weit führen, auf die Hypothesen der Mechanik des Vorgangs einzugehen, und ich verweise hier nur auf WHITE (*op. c.*) und SVÄRDSON (1945). Letzterer hat eine Hypothese aufgestellt, die auch die entgegengesetzte Alternative, in der aus einem metazentrischen Chromosom zwei akrozentrische entstehen, nicht ganz unwahrscheinlich macht. Er schaltet eine Bildung von Isochromosomen in den Prozess ein (vgl. oben). Im Falle *Aranea dumetorum* scheint es mir jedoch viel wahrscheinlicher, dass eine zentrische Fusion vorliegt, da bei allen anderen Argiopiden in meinem Material

nur akrozentrische Autosomen vorkommen. Es lohnt sich nicht zu spekulieren, wie sich der Vorgang in diesem Fall in seinen Einzelheiten abgespielt hat. Es ist aber weniger glaublich, dass eine so weitgehende strukturelle Veränderung, an der zehn Chromosomen beteiligt sind, auf einmal geschehen ist. Es wäre hier von Interesse, *A. dumetorum* aus verschiedenen geographischen Gebieten zu untersuchen. Jedenfalls kann sich eine solche Veränderung für die Artbildung sehr günstig gestalten, da offenbar eine genetische Isolierung hervorgerufen wird.

Metazentrische Autosomen habe ich sonst nur bei *Dictyna arundinacea* gefunden. Da keine anderen Dictyniden untersucht worden sind, kann hier keine Parallele zum *Aranea dumetorum*-Fall gezogen werden. Das sehr wahrscheinlich metazentrische X-Chromosom bei *Oxyopes ramosus* und bei *Dugesia hentzi* werde ich später (S. 59) besprechen.

Dass es wenigstens in einigen systematischen Einheiten der Spinnen sog. Typenzahlen (vgl. WHITE 1945, p. 154—159) gibt, darf schon auf Grund meines Materials vermutet werden. Bei den Drassiden kommt in sieben verschiedenen Genera die Zahl 12 ($10 + X_1 + X_2$) vor und scheint für diese Familie typisch zu sein. Bei den bisher untersuchten Arten der argiopiformen Spinnen (mit Ausnahme von *Aranea dumetorum*) finden sich 10 oder 11 Paar Autosomen. Unter den Lycosiden liegt offenbar auch die Autosomenzahl innerhalb sehr enger Grenzen (10—13 Paare). In der Gattung *Lycosa* scheint die Autosomenzahl 13 häufig zu sein. Unter den Salticiden kommt diese Autosomenzahl in mehreren Gattungen vor (vgl. Tabelle II, S. 54).

Die Spinnen sind indessen weniger günstige Objekte für ein Studium des Zusammenhangs zwischen Zytologie und Taxonomie als z. B. die Hemipteren (vgl. PFALER-COLLANDER 1941). Es ist bei den Spinnen meistens nicht möglich, ein bestimmtes Chromosom in verschiedenen Metaphaseplatten derselben Art zu identifizieren. Ein Vergleich nebst Homologisierung einzelner Autosomen bei einander nahestehenden Arten scheint mir deswegen um so weniger angebracht.

Bisher habe ich fast nur die Autosomen besprochen. Die Geschlechtschromosomen sind, wie aus der Tabelle II (S. 50) hervorgeht, bei den allermeisten untersuchten Spinnenarten beim Männchen in der Zweizahl vorhanden. Beim Weibchen, also im homogametischen Geschlecht, müssen gemäss dem X_1X_2 -Mechanismus zwei Paar X-Chromosomen vorhanden sein. Dieses Zahlenverhältnis beim Weibchen habe ich allerdings nur bei wenigen Arten in Präparaten aus der Ovogenese konstatieren können (*Trochosa ruricola*, *Lycosa fluviatilis*, *Hahnina nava*, *Aranea diademata* und *Anyphaena accentuata*). In somatischen Mitosen bei weiblichen Spinnen habe ich nur in einem einzigen Fall bei *Trochosa ruricola* die vier X-Chromosomen nachweisen können (vgl. S. 15). PAINTER (1914) hat versucht, die Chromosomenzahl aus Mitosen von

Drüsenzellen im Weibchen von *Maevia vittata* festzustellen. Es ist ihm in einem Fall gelungen, 29 Chromosomen zu zählen. Er nimmt jedoch an, dass sie in Wirklichkeit 30 sind. Da diese Art im Soma 26 Autosomen hat, wären hier also vier X-Chromosomen vorhanden.

Bei *Oxyopes ramosus*, zwei *Xysticus*-Arten, *Misumena vatia* und *Myrmarachne formicaria* habe ich nur ein X-Chromosom beim Männchen gefunden. Im Falle *Dugesia hentzi* kommt trotz der Angabe PAINTERS (1914), dass diese Art zwei X-Chromosomen haben soll, sehr wahrscheinlich nur ein einziges metazentrisches vor, denn Painter schreibt (p. 537) folgenderweise: »In the maturation division the accessory chromosome usually appears as a bent rod . . . It goes undivided to one pole during this division and as it approaches the centrosome, it bends in such a way that it appears as two rods. The spindle thread attachments seem to be in the middle of the rod.« Der Fall von *Xysticus triguttatus* scheint mir von Painter (*op. c.*) ebenfalls unrichtig gedeutet worden zu sein. Hier kommt wahrscheinlich nur ein akrozentrisches X vor. Ob bei *Oxyopes ramosus* das X ein metazentrisches Chromosom oder eventuell ein Sammelchromosom ist, das aus zwei nur temporär fusionierten Elementen besteht, ist mir nicht ganz klar, da ich dieses Chromosom nur in der Spermatogenese habe studieren können.

Bei *Tegenaria derhami* und wahrscheinlich auch bei *Micrommata viridissima* sind beim Männchen drei X-Chromosomen vorhanden (vgl. S. 27, 43). Im Soma des Weibchens müssten ihrer demgemäss sechs zu finden sein.

Die Chromosomengrösse variiert bei den Spinnen recht bedeutend. Die grössten Chromosomen habe ich bei Salticiden (*Evarcha falcata*, *Salticus scenicus*, *Pseudicius encarpatus*), bei *Steatoda bipunctata* und *Haplodrassus cognatus* beobachtet. Die kleinsten (nicht Mikrochromosomen) in meinem Material finden sich bei *Gongylidium rufipes*. Innerhalb des Sortiments variiert die Grösse der Chromosomen in der Regel wenig. Mikrochromosomen habe ich nur bei *Lycosa tarsalis* gefunden. PAINTER (1914) erwähnt ein sehr kleines Chromosom bei *Dolomedes fontanus*.

PAINTER (*op. c.*) beschreibt von einigen Spinnen auch sog. »ctetosomes« und »planosomes«. Die Ctetosomen sollen sich bei der Salticide *Maevia vittata* während der Spermatogenese in der letzten Gonienteilung und in der ersten Reifeteilung ungleich auf die Spermatozyten verteilen, wodurch nur ein Viertel der Spermien je ein kleines Ctetosom erhält. Ob die Ctetosomen als echte Chromosomen anzusehen sind, scheint mir unsicher. Ich habe jedenfalls in meinem Material keine FEULGEN-positiven Körperchen mit derartigem Verhalten beobachtet. Die Planosomen sind nicht von Chromosomnatur, sondern vielleicht eine Art von Nukleolen. Bei *Trochosa ruricola* habe ich solche FEULGEN-negative Körperchen beobachtet. Planosomen sind auch von CHICKERING und HARD (1935) bei Lycosiden gefunden worden.

2. Bemerkungen über die Meiose der Spinnen.

Im Bau der stets paarigen, einfach schlauch- oder sackförmigen Testes sind sämtliche hier besprochenen Spinnen einander prinzipiell sehr ähnlich. In der Peripherie finden wir ausser Epithelzellen die früheren, gegen das Zentrum dagegen die späteren Stadien der Spermatogenese. Bei den meisten Spinnen sind die Zysten sehr klein und erhalten nur 8 Spermatozyten erster Ordnung. HARD (1939) erwähnt für *Schizocosa crassipes* nur vier. Bei *Anyphaena accentuata* und in einigen Fällen bei *Aranea sexpunctata* habe ich 16 erste Spermatozyten in der Zyste gefunden. Es sind also bei den Spinnen sehr wenige Generationen sekundärer Spermatogonien vorhanden, in der Regel zwei, bei *Schizocosa* nur eine, bei *Anyphaena accentuata* drei und bei *Aranea sexpunctata*, wenn man eine streng monozytische Entstehung der Zysten voraussetzt (vgl. REUTER 1930, p. 14—15), bisweilen drei.

Nach der Telophase der letzten Gonienteilung beginnt die Meiose ohne vorher eingeschaltete Ruhepause. Bei den meisten Spinnen in meinem Material habe ich die charakteristischen von HARD (1939) beschriebenen präleptotänen Prochromosomen gefunden, bei welchen die proximalen Enden (bei Arten mit akrozentrischen Chromosomen) fadendünn geworden sind, die distalen Partien dagegen noch mehr oder weniger kompakt bleiben. Wie schon im Zusammenhang mit der Spermatogenese der Lycosiden (S. 16) erwähnt wurde, hat HARD (*op. c.*) bei *Schizocosa* in dem kompakten Teil dieser Chromosomen eine longitudinale Spalte gefunden, die er aber nicht in dem dünnen proximalen Teil nachweisen konnte. Er nimmt jedoch an, dass diese Spalte dem ganzen Chromosom entlang verläuft. Ich habe in keinem Fall eine solche Spalte sicher wahrnehmen können, obwohl diese Prochromosomen von *Trochosa* bisweilen distal ein undeutlich gegabeltes Aussehen haben. Das Vorhandensein einer präleptotänen Spalte scheint nicht möglich, mit der Präkozitätstheorie der Meiose (DARLINGTON 1937) in Einklang zu bringen. Hard erwähnt auch (*op. c.*, p. 139): »...the failure to observe a split condition in the leptotene or pachytene threads has led many cytologists to disbelieve the occurrence of such». Es scheint mir jedoch eine Lösung des Problems möglich. Vielleicht ist wirklich eine Spalte im distalen Teil der Leptonemata bei *Schizocosa* vorhanden. Dadurch könnte gemäss DARLINGTONS Theorie eine Konjugation der ungeteilten proximalen Partien der homologen Chromonemata stattfinden. Es sei auch erwähnt, dass WHITE (1945) seine Chiasmatheorie auf eine *nicht simultan* geschehende Spaltung der Chromonemata begründet.

Die präleptotänen Prochromosomen sind bei vielen Spinnen (Lycosiden, Drassiden, Salticiden u.a.) mit ihren dünnen fadenförmigen Proximalenden gegen den proximalen Pol des Kerns orientiert. Diese Orientierung bleibt noch bestehen, wenn die Despiralisation der distalen Teile der Autosomen

vollzogen ist, also im Leptotän. Die distalen Partien der Leptonemata bilden dann im Inneren des Kerns ein dichtes Gewirr und sind nicht selten in den Präparaten synzesisartig in der distalen Hälfte des Kerns zusammengeballt. Im letzteren Fall könnte vielleicht ein Fixierungsartefakt in Frage stehen. Bei *Theridium tepidariorum* ist die Orientierung weniger ausgesprochen und besteht nur darin, dass sich die Proximalenden nahe bei der Kernmembran, aber nicht in einem bestimmten Bereich gesammelt haben. Bei *Aranea*-Arten scheint die Despiralisation der Autosomen mehr gleichmässig zu geschehen und die soeben besprochenen Prochromosomen sind nicht im Präparat zu finden. Das Leptotän zeigt hier keine deutliche polare Orientierung der Chromonemata.

Besonders wo eine polare Orientierung schon vom präleptotänen Stadium an vorhanden ist, ist es oft schwer, die Grenze zwischen Leptotän und Zygotän zu ziehen, denn in einigen Fällen (z. B. bei *Trochosa*) scheint es, wie wenn eine Konjugation schon in den dünnen proximalen Enden eingeleitet worden wäre, bevor der Despiralisationsprozess im distalen Teil vollzogen ist. Meistens liegen die Chromonemata bis ins Pachytän so dicht, dass es nicht möglich ist, den Konjugationsprozess in seinen Einzelheiten zu verfolgen.

In der Ovogenese sind wenigstens bei *Trochosa ruricola* und *Lycosa fluvialis* nach der letzten Gonienteilung ähnliche präleptotäne Chromosomen wie in der Spermatogenese zu finden. Eine polare Orientierung der Chromonemata in den Konjugationsstadien tritt nicht besonders deutlich hervor. Da ich die früheren Ovogenesestadien nur bei zwei Lycosiden und einer *Aranea*-Art untersucht habe, kann natürlich nichts generelles über diese Stadien bei den Spinnen gesagt werden. Nach einer Abbildung bei KOCH (1929, p. 304, Abb. 2 a) kann wenigstens bei *Tegenaria* eine ausgeprägte Bukettorientierung vorkommen.

Wenn eine Ruhepause überhaupt in der Spermatogenese vorkommt, so ist sie in das ältere Pachytän verlegt. Bei manchen Spinnen (*Lycosa* spp., *Pisaura*, *Oxyopes*, *Misumena* u.a.) überwintern die Spermatozyten hauptsächlich in diesem Stadium. Es ist jedoch wichtig hervorzuheben, dass die Chromosomen in jenem Stadium nicht diffus werden, was sonst für ein Ruhestadium charakteristisch ist. In der Ovogenese folgt nach dem Pachytän die Wachstumsperiode der Oozyte, wobei das Chromatin ganz diffus wird und seine Färbbarkeit (FEULGEN) verliert.

KLINGSTEDT (1939) hat die Periode vom Leptotän bis zum Pachytän («synaptic period») mit einer ganzen Mitose verglichen. Eine solche Parallele kann gut hinsichtlich der Ovogenese der Spinnen gezogen werden. Wenn man die Veränderungen der Spiralisation der Chromosomen verfolgt, so findet man im Leptotän bis Zygotän lange fadenförmige, schwach spiralisierte Chromonemata. Nach der synaptischen Periode, also im Diplotän, wenn die

Chromosomen nach der eingeschalteten Wachstumsperiode wieder sichtbar werden, sind sie *fast ebenso schwach spiralisiert und lang wie im Leptotän*. Dazwischen hat die Spiralisation eine höhere Stufe im Pachytän erreicht. *In einer normalen Mitose nimmt die Spiralisation der Chromosomen in der Prophase zu und nach der Telophase wieder ab*. Die Entwicklung des Kerns der Oozyte erster Ordnung wird bei den Spinnen durch die Wachstumsperiode besonders deutlich in zwei Hauptphasen geteilt. Der Diplotänkern ist schon vor dem Wachstum ein typischer Ruhekern, wo die immer diffuser werdenden Chromosomen fast gleichmässig verteilt nahe an der Kernmembran liegen. Der Nukleinsäuregehalt nimmt während des Wachstums stark ab, und erst nachdem die Oozyte ihre maximale Grösse erreicht hat, wird das Chromatin allmählich wieder nach der FEULGEN-Methode färbbar.

Für eine genaue Analyse der Chiasmatype sind die Spinnen keine günstigen Objekte. In betreff der Spermatogenese kann in vielen Fällen (bei Lycosiden, *Pisaura*, *Drapetisca*, *Leptyphanthes*, Drassiden, Clubioniden, Xysticiden, Philodromiden und *Myrmarachne*), wo die Chromosomen akrozentrisch sind, mit grosser Wahrscheinlichkeit angenommen werden, dass das Chiasma in der Regel in der proximalen Hälfte der Chromosomen entsteht. Die Bivalente sind dann oft in der ersten Reifeteilung V-förmig. Dabei liegt das einzige Chiasma dem Zentromer (vgl. Fig. 257) mehr oder weniger nahe. Bei *Micaria decorata* sind die Chiasmata sehr wahrscheinlich proximal lokalisiert (vgl. S. 41). Da die einzelnen Autosomen auch bei sonst günstigen Objekten wie *Trochosa ruricola*, *Oxyopes ramosus* und *Evarcha falcata* nicht sicher identifiziert und das Diplotän hindurch verfolgt werden können und ein Chiasma ferner nur in wenigen Bivalenten eines Kerns im früheren Diplotän sicher wahrgenommen werden kann, ist es schwer, eine Terminalisation der Chiasmata einwandfrei festzustellen. Wenn die Chromosomen akrozentrisch sind, kommt bei den Spinnen in der Regel nur je ein einziges Chiasma in den Bivalenten vor. Es ist im früheren Diplotän oft schwer, die durch »relational coiling« hervorgerufenen Überkreuzungsstellen von echten Chiasmata im Präparat zu unterscheiden. Es ist deshalb in einigen Fällen nicht leicht zu beurteilen, ob eventuell das definitive Chiasma durch Zusammenschmelzung von zwei (bzw. mehreren) Chiasmata entstanden ist.

Ringbivalente mit zwei Chiasmata sind selten. Bei *Trochosa ruricola*, *Arctosa leopardus*, *Pisaura mirabilis*, *Tetragnatha* sp. und *Pseudicius encarpatus* findet man in meinen Präparaten bisweilen ein, höchstens zwei (bei *Tetragnatha* sp.) im Sortiment. In diesen Ringbivalenten ist das eine Chiasma proximal, das andere distal und terminal (vgl. Fig. 260). Dies gilt für die Stadien vom späteren Diplotän bis zur ersten Metaphase. Ob eine Lokalisation des distalen Chiasmas vorkommt, lässt sich nicht sagen. Die metazentrischen Autosomen bei *Aranea dumetorum* bilden oft Ringbivalente mit einem Chiasma

in beiden »Armen«. Vom späteren Diplotän an sind in der Regel beide Chiasmata terminal. Es ist merkwürdig, dass in den metazentrischen Chromosomen von *Dictyna arundinacea* nur je ein Chiasma auftritt. Ich habe bei dieser Art nämlich keine Ringbivalente gefunden. In der Art der polaren Orientierung der Chromonemata in der synaptischen Periode ist die Erklärung nicht zu finden. Offenbar findet bei *Dictyna arundinacea* eine starke positive zytologische Interferenz (vgl. HALDANE 1931; OKSALA 1943) über das Zentromer hin statt.

In den akrozentrischen Chromosomen mit einem Chiasma ist dieses in der Regel noch in der Metaphase der ersten Spermatozytenteilung interstitiell. Stabförmige Bivalente mit subterminalem oder terminalem Chiasma sind bei den Spinnen in meinem Material selten. Eine Ausnahme bildet jedoch *Theridium tepidariorum* (vgl. S. 31). In Bivalenten, wo die Chromatiden sehr stark kondensiert sind, wie z. B. bei *Oxyopes*, ist es nicht leicht zu entscheiden, ob das Chiasma nahe dem Zentromer oder weiter distal liegt.

In der Oogenese habe ich den Bivalentenbau fast nur in der Metaphase der ersten Reifeteilung studieren können, denn die Stadien zwischen dem späteren Diplotän, d.h. nach der Wachstumsperiode, und der ersten Metaphase sind in meinem Material äusserst selten. In der Metaphase habe ich bei *Lycosa saccata*, *Pisaura mirabilis* und *Philodromus aureolus* ganz ähnlich gebaute Bivalente (V- und Kreuztypus) wie in der Spermatogenese gefunden. Bei *Trochosa ruricola* sind die Metaphasechromosomen stark kondensiert, aber ihre Proximalenden sind spitz ausgezogen. Es ist in einigen Fällen bei *Trochosa* nicht leicht zu beurteilen, ob in solchen Bivalenten nur ein oder eventuell zwei Chiasmata vorhanden sind. Bei *Aranea diademata*, *Clubiona phragmitidis*, *Anyphaena accentuata* und *Xysticus ulmi* sind die Bivalente in der Metaphase stabförmig mit subterminalem oder selten terminalem Chiasma. Nach meinen Stichproben zu schliessen sind also die Chiasmata in der Metaphase der ersten Oozytenteilung bei den Spinnen oft noch interstitiell.

Die Prometaphase der ersten Spermatozytenteilung zeigt bei verschiedenen Spinnen in meinem Material eine auffallende Anaphasenähnlichkeit. REVELL hat schon diese Eigentümlichkeit bei *Tegenaria* beobachtet (DARLINGTON 1945). Dabei sind im typischen Fall z. B. bei *Philodromus laevipes* (Fig. 219) mehrere Bivalente in der Nähe der Pole gesammelt und nur wenige liegen in der Mitte der Zelle. Die Anhäufung von Bivalenten an den Polen kann wahrscheinlich mit einer Streckung des Kerns gerade vor der Auflösung der Membran und mit der dadurch hervorgerufenen Strömung im Kernsaft in Verbindung gesetzt werden.

Die erste Reifeteilung muss bei allen bisher untersuchten Spinnen als eine Reduktionsteilung angesehen werden. In den V-förmigen Bivalenten erfolgt zwar die Teilung in einem grösseren Abschnitt, d.h. distal vom Chiasma

gerechnet in der äquationellen Ebene. Wo die Chromatiden sehr kurz und dick sind (z. B. bei *Oxyopes ramosus*), wird eine äussere Ähnlichkeit mit den seltenen Fällen der Postreduktion (bei den Odonaten, OKSALA 1943) hervorgerufen. Auch in der Ovogenese ist die erste Reifeteilung bei den untersuchten Arten reduktionell.

Abweichungen von dem normalen Verlauf der Reifeteilungen sind in meinem Material selten. In der ersten Spermatozytenteilung habe ich in einigen auf S. 37 beschriebenen Fällen ausserhalb der Metaphaseplatte ausser den X-Chromosomen zwei Univalente gefunden. Es ist wahrscheinlich, dass es aus diesem oder jenem Grunde in einem Chromosomenpaar nicht zu einer Chiasmabildung gekommen ist (vgl. BÖÖK 1945). Solche Univalente können leicht mit Geschlechtschromosomen verwechselt werden, und es scheint mir möglich, dass einige von den den Angaben SOKOLSKAS (1925) über abnorme Verteilung der X-Chromosomen bei *Tegenaria* durch das obenerwähnte Phänomen ihre Erklärung finden.

3. Das Verhalten der Geschlechtschromosomen.

Bei den echten Spinnen ist, wie aus der Tabelle II (S. 50) deutlich hervorgeht und wie schon die Untersuchung PAINTERS (1914) vermuten liess, ein Geschlechtschromosomenmechanismus von Typus X_1X_2O vorherrschend. Die seltenen Ausnahmen sind schon auf S. 59 erwähnt worden. Die beiden X-Chromosomen des Männchens können in der Regel nicht in den Gonienmetaphasen oder in somatischen Mitosen identifiziert werden, da bei den meisten Spinnenarten meines Materials mehrere Autosomen sowohl in Grösse als Form den X-Chromosomen gleichen. Bei *Maevia vittata* können die X-Chromosomen nach PAINTER (1914, p. 516) durch ihr Verhalten schon in der letzten Gonienmetaphase erkannt werden: »...when the spindle is fully formed, a large double chromosome is seen lying just outside of the general circle of autosomes. This double body is the accessory chromosome.« Bei *Aranea dumetorum* finden sich in einigen Gonienplatten zwei stabförmige Chromosomen nahe beieinander und sind wahrscheinlich die X-Chromosomen (vgl. S. 35). Bei *Trochosa ruricola*, *Drapetisca socialis* und *Aranea foliata* ist es mir gelungen, die spermatogonialen Chromosomen genau zu zählen, und die gefundenen geraden Zahlen zeigen, dass die beiden X-Chromosomen als zwei selbständige Individuen in den Gonien vorhanden sind. Diese Selbständigkeit der X-Chromosomen hebt schon PAINTER (*op. c.*, p. 527) hervor: »... the accessory chromosome is derived from two spermatogonial chromosomes«. BERRY (1906) aber leitet die zwei X-Chromosomen bei *Aranea sericata* (*Epeira scolopetaria*) von nur einem spermatogonialen Chromosom ab. Es ist möglich, dass Berry zwei nahe beieinander liegende

Chromosomen als ein einziges gedeutet hat. Eine erneute Untersuchung scheint mir nötig, um den Fall endgültig klarzulegen.

In den Stadien nach der letzten Gonienteilung bis zur Diakinese können die beiden X-Chromosomen durch ihre Heteropyknose leicht erkannt werden. *Sie sind fast stets in der Nähe der Kernmembran zu finden.* Im Leptotän und Zygotän liegen sie bei vielen Spinnen oft getrennt, in späteren Stadien dagegen, wenigstens immer im Diplotän, dicht nebeneinander und etwa parallel. Wenn der Kern eine deutliche Polarität in den Stadien vom Leptotän bis zum Pachytän zeigt, befinden sich X_1 und X_2 in der Regel nahe dem proximalen Pol (vgl. jedoch *Dictyna arundinacea*, S. 49). *Das Zusammengehen der beiden X-Chromosomen ist also nicht immer synchron mit der Konjugation der homologen Autosomen* und kann extremenfalls (z. B. bei *Evarcha falcata*, *Theridium tepidariorum*) erst im späteren Pachytän erfolgen. Ich habe versucht, das Phänomen auf Grund der Heteropyknose der X-Chromosomen zu erklären.

Dass eine unspezifische Attraktion nicht nur zwischen heteropyknotischen Chromosomen, sondern auch zwischen heteropyknotischen Chromosomsegmenten und überhaupt zwischen Heterochromatin existiert, ist bei mehreren Organismen konstatiert worden. Bei *Mecostethus grossus* (*Stetophyma grossum*, JANSEN 1924) liegt im Diplotän und in der Diakinese in der Spermatogenese das univalente heteropyknotische X dicht mit einem zum grossen Teil heteropyknotischen Autosom zusammen. Das X ist hier im Gegensatz zu dem Autosom reversibel heteropyknotisch. Ein schönes Beispiel derselben unspezifischen Attraktion liefert SCHRADER (1941) in seiner Untersuchung über *Edessa*-Arten (*Hemiptera*). In diesem Fall werden die heteropyknotischen Enden der Autosomen voneinander angezogen. Es würde hier zu weit führen, noch andere Beispiele aufzuzählen (Literatur bei SCHRADER 1941 und WHITE 1945). Schrader (*op. c.*) hebt hervor, dass eine Attraktion auch zwischen heteropyknotischen Chromosomen (bzw. Chromosomsegmenten) und der Kernmembran bestehen kann. Dieses stimmt gut mit meinen Befunden überein. Nach Schraders Hypothese zieht der von dem Zentrosom bestimmte proximale Pol das Heterochromatin an, und Schrader erklärt sogar das Vorhandensein einer Bukettorientierung der Chromonemata bei *Edessa* in dieser Weise. *Die Attraktion zwischen X_1 und X_2 scheint bei den Spinnen besonders stark im Diplotän zu sein.* Dass die X-Chromosomen noch in der Diakinese und bisweilen sogar noch in der ersten Metaphase dicht beieinander bleiben, könnte durch die Kohäsion erklärt werden. Schrader schreibt nämlich (*op. c.*, p. 600): »... forces of attraction serve to bring heteropycnotic sections together, and later separation of the latter is hindered by 'stickiness'.»

Dass die beiden X-Chromosomen bei *Aranea dumetorum* während der ganzen Meiose beim Männchen nahe beieinander bleiben, ist jedoch schwer

nur auf Grund der Heteropyknose zu erklären. Vielleicht könnte hier eine Anziehung homologer Segmente in X_1 und X_2 vorliegen.

Es sei erwähnt, dass sich die Geschlechtschromosomen bei anderen Tieren mit dem Mechanismus X_1X_2O (*Syromastes marginatus*, GROSS 1904; *Cicindela* spp., GOLDSMITH 1919; *Perla* spp., JUNKER 1923, MATTHEY 1946 b) in den meiotischen Stadien bis zur Diakinese beim Männchen ganz ähnlich wie bei den Spinnen verhalten.

Es ist auffallend, dass bei den allermeisten Spinnen, die den X_1X_2 -Typus vertreten, die beiden X-Chromosomen in der Metaphase der ersten Spermatozytenteilung eine ganz bestimmte Lage zu dem einen Pol haben. Sie befinden sich nämlich immer in der Peripherie der Spindel und fast stets näher dem einen Pol, gegen welchen ihre Proximalenden orientiert sind. In der Regel liegen X_1 und X_2 noch mehr oder weniger dicht nebeneinander. Bei *Pisaura listeri*, *Dolomedes fimbriatus*, *Evarcha falcata* und in seltenen Fällen noch bei anderen Spinnen liegen sie deutlich getrennt. In günstigen Fällen (z. B. bei *Trochosa ruricola*) kann wahrgenommen werden, dass beide X-Chromosomen je mit einer chromosomalen Spindelfaser versehen sind. Wenn die X-Chromosomen langgestreckt sind, so findet man, dass sie *ihrer ganzen Länge nach die Richtung der Spindelfasern verfolgen*. MATTHEY (1946 a) beschreibt einen interessanten Fall, wo dasselbe Phänomen noch viel deutlicher als bei den Spinnen hervortritt. Bei einer *Isogenus*-Art (*Plecoptera*), wo gleichfalls der X_1X_2 -Typus vertreten ist, wandern die beiden X-Chromosomen in der ersten Spermatozytenteilung aus der Nähe des einen Pols durch die Äquatorialebene zu dem entgegengesetzten Pol und befinden sich in jeder Position während der Wanderung ihrer ganzen Länge nach in der Richtung der Spindelfasern. MATTHEY hat den Fall so gedeutet, dass in X_1 und X_2 die chromosomale Spindelfaser dem ganzen Chromosom entlang an diesem befestigt ist. Mir scheint jedoch eine andere Erklärung wahrscheinlicher. KLINGSTEDT (1939, p. 4—5) schreibt nämlich: »In mitosis the centrosomes are the centres of a field, in which substances tend to become radially arranged. This field is particularly marked in the direction of the other centrosome, a spindle forming between the two. The influence of the field shows itself also in the fact, that long chromosome arms, being flexible, point towards the centrosomes, when situated inside the spindle.« Nach dieser Hypothese sind in der Zelle Kräfte wirksam, durch welche ein Kraftfeld ähnlich einem elektrischen oder magnetischen solchen zustandekommt. Auf die wahre Natur des Feldes geht Klingstedt nicht näher ein, denn er schreibt in einer Fussnote (p. 4): »I am using the field concept in a noncommittal sense«. Eine solche »Feldwirkung« tritt auch in den Blastomermitten von *Lycosa riparia* deutlich hervor, wo in der Metaphase die langen fadenförmigen Chromosomen grösstenteils in der Richtung der Spindelfasern liegen (vgl. Fig. 21). Sehr wahrscheinlich tritt

dasselbe Phänomen in dem besprochenen Verhalten der X-Chromosomen bei den Spinnen und bei *Isogenus* sp. vor.

Dass sich die X-Chromosomen in der Peripherie der Spindel und nie in der Platte befinden, könnte vielleicht mit einer eventuellen Verschiedenheit in der Oberflächenspannung zwischen X-Chromosomen und den Autosomen (vgl. DARLINGTON 1937, p. 376) in Verbindung gesetzt werden.

Bei *Trochosa* habe ich festgestellt, dass *die charakteristische Position der X-Chromosomen schon in der Prometaphase zustandekommt*. Nach der Hypothese ÖSTERGRENS (1945) wirkt in der Prometaphase eine Attraktion zwischen den Zentromeren und den Polen, die mit abnehmender Entfernung schwächer wird und mittels welcher die Bivalente ihre Äquilibriumposition in der Äquatorialebene erreichen. Wahrscheinlich ist eine ähnliche Attraktion auch hinsichtlich der X-Chromosomen in der Prometaphase wirksam.

Der X_1X_2 -Mechanismus setzt voraus, dass die beiden X-Chromosomen in der ersten oder, wie es bei *Syromastes* der Fall ist, in der zweiten Reifeteilung in dieselbe Tochterzelle gelangen. In meinem Material habe ich *keinen* Fall abnormer Verteilung der X-Chromosomen beobachtet, auch nicht wo X_1 und X_2 in der ersten Reifeteilung nicht nahe beisammen sind. Hier liegt also ein sog. »determinate disjunction« (WHITE 1940) vor. WHITE (*op. c.*, p. 340) definiert die Erscheinung mit folgenden Worten: »... one chromosome determines the disjunction of another at first or second meiotic division without there being any direct connection between them.« Ob hier wirklich das eine X die Orientierung des anderen beeinflusst, ist nicht ohne weiteres klar; beide könnten ganz *unabhängig* voneinander von demselben Pol attrahiert werden. Vielleicht wird die Verteilung der X-Chromosomen von Genen kontrolliert (vgl. FEDERLEY 1945, p. 57—58). Der schon besprochene Fall bei *Isogenus* (MATTHEY 1946 a) zeigt, dass sich wenigstens hier die beiden X-Chromosomen nicht gegen den näher gelegenen Pol orientieren. »Determinate disjunction« kommt sowohl in komplizierten als in mehr einfachen Geschlechtsbestimmungsmechanismen vor, und hierher kann auch die als »distance conjugation« bezeichnete Erscheinung gerechnet werden (vgl. WHITE 1940).

Das Verhalten der X-Chromosomen in der ersten Spermatozytenteilung verdient ein spezielles Interess. Trotz ihrer Univalenz sind die X-Chromosomen also zu zentrischen Reaktionen befähigt. Es sei jedoch hervorgehoben, dass sie schon vor der ersten Reifeteilung longitudinal gespalten sind. Das Zentromer ist ungeteilt, denn sonst hätten sich die X-Chromosomen in der Äquatorialebene eingestellt und sich äquationell geteilt. In der Anaphase sind ihre Bewegungen sehr gering, sofern hier überhaupt aktive Bewegungen gegen den Pol in Frage kommen. In früheren Telophasen habe ich die X-Chromosomen etwa in denselben Positionen hinsichtlich des einen Pols wie in der Metaphase gefunden. Nach BELAR (1929) und RIS (1943) wird eine

Anaphase aus zwei verschiedenen Phasen zusammengesetzt, die bei günstigen Objekten deutlich zu trennen sind (*Tamalia coweni*, RIS 1943). In der ersten Phase rücken die homologen Chromosomen auseinander und bewegen sich gegen die Pole. In der zweiten Phase behalten sie nur ihren Abstand zum Pol unverändert bei, während die Spindel sich in der Achsenrichtung verlängert. Im Falle der Spinnen ist hinsichtlich der X-Chromosomen *die erste Phase wahrscheinlich schon in der Metaphase beendet*. In der zweiten Phase behalten die X-Chromosomen nur ihre Abstände zum Pol unverändert bei und gelangen durch Verlängerung der Zelle und der Spindel passiv aber sicher, auch wenn sie sich in der Metaphase in der Äquatorialebene befunden hätten, in dieselbe Hälfte der Zelle und also schliesslich in dieselbe Tochterzelle.

Wie die Chromosomenbewegungen überhaupt zustandekommen, ist ein Problem, das zahlreiche Zytologen beschäftigt hat. Es würde hier zu weit führen, auf die verschiedenen Hypothesen einzugehen und auf dieser Basis die sog. Heterokinese der X-Chromosomen zu diskutieren. In SCHRADERS »Mitosis« (1946) findet man eine Zusammenfassung der wichtigsten Ergebnisse und eine Kritik der Hypothesen. Es ist bisher keine Theorie aufgestellt worden, die alle bei verschiedenen Organismen beobachteten Chromosomenbewegungen erklären könnte. Ob die Spindelfasern dabei eine aktive Rolle spielen, ist ein ungelöstes Problem.

In der Interkinese kommt die Heteropyknose der X-Chromosomen beim Spinnenmännchen wieder zum Vorschein. Meistens findet man die beiden Chromosomen dicht nebeneinander, nur selten liegen sie getrennt (vgl. *Tarentula pulverulenta* Fig. 55, *Evarcha falcata* Fig. 246). *Offenbar ist also in der Interkinese in der Regel die von der Heteropyknose hervorgerufene Attraktion wieder wirksam.*

Wie sich die beiden X-Chromosomen in der zweiten Spermatozytenteilung zueinander verhalten, lässt sich meistens nicht feststellen. Bei *Aranea dumentorum* liegen zwei akrozentrische Chromosomen in sämtlichen untersuchten Metaphaseplatten mit 8 Chromosomen ($6 + X_1 + X_2$) nahe beieinander und sind wahrscheinlich X_1 und X_2 . Bei dieser Art ist nämlich nur ein Autosom im Sortiment von ähnlichem Aussehen wie die X-Chromosomen. Im übrigen können bei den Spinnen nicht zwei in der Platte dicht beieinander liegende Chromosomen nur auf Grund dieses Verhaltens als X-Chromosomen gedeutet werden. Auch in denjenigen Platten, in denen, nach der Chromosomenzahl zu schliessen, die Geschlechtschromosomen fehlen, können nämlich nicht selten dicht aneinanderliegende Chromosomen gefunden werden. Die gegenseitige Repulsion der Chromosomen ist bei den Spinnen meistens, wie bei der Mehrzahl der Arthropoden, schwach.

Das Verhalten der drei X-Chromosomen in der Meiose beim Männchen

von *Tegenaria derhami* weicht von demjenigen der Geschlechtschromosomen im X_1X_2 -Mechanismus prinzipiell nicht ab. Alle drei sind heteropyknotisch und liegen wenigstens vom Zygotän an dicht zusammen. Bei *Micrommata viridissima* habe ich bei dem einzigen von mir untersuchten Männchen im Leptotän drei dicht an der Kernmembran, von den Chromonemata der Autosomen isoliert liegende heteropyknotische Chromosomen gefunden, die im Pachytän in ähnlicher Weise wie bei *Tegenaria* zu einem Bündel vereint sind. Das Verhalten dieser drei Chromosomen in den Reifeteilungen bei *Micrommata* ist mir unbekannt geblieben. Bei *Tegenaria* liegen alle drei X-Chromosomen noch in der ersten Reifeteilung in der Regel dicht nebeneinander. Wie erwähnt, wurde der $X_1X_2X_3$ -Typus schon von SOKOLSKA (1925) bei *Tegenaria* gefunden. Auch hier kommt eine »determinate disjunction« in der ersten Teilung vor. Der Mechanismus soll nach Sokolska etwas labil sein (vgl. S. 28).

Der XO-Typus scheint wie schon früher erwähnt, bei den Spinnen selten zu sein. Das X ist auch hier beim Männchen in der Meiose heteropyknotisch. Bei den beiden *Xysticus*-Arten meines Materials und bei *Misumena vatia* ist jedoch die Heteropyknose im Zygotän bis Pachytän weniger ausgeprägt. Das X-Chromosom ist in diesen Stadien auffallend lang und dünn. Sein Verhalten zeigt eine gewisse Ähnlichkeit mit demjenigen des X-Chromosoms bei *Phyllodromia germanica* (SUOMALAINEN 1946, p. 15, Fig. 20). Auch hier ist das X lang und dünn und wird erst in späteren Stadien der meiotischen Prophase stärker kondensiert.

In der ersten Spermatozytenteilung verhält sich das einsame X bei den zwei *Xysticus*-Arten sowie bei *Misumena vatia*, *Oxyopes ramosus* und *Myrmarachne formicaria* ganz wie eines der X-Chromosomen bei den Spinnen mit zwei solchen.

In der zweiten Spermatozytenteilung habe ich in einigen Fällen sowohl bei *Xysticus viaticus* als bei *Myrmarachne formicaria* beobachtet, dass ein Chromosom sich später als die anderen geteilt hat. Die Tochterchromosomen hinken sozusagen den übrigen Chromosomen nach. Vielleicht ist dieses nachhinkende Chromosom das X (vgl. das Verhalten des X-Chromosoms in der ersten Spermatozytenteilung bei *Protenor*, RIS 1943).

In der Ovogenese ist es wenigstens bei den von mir untersuchten Spinnen nicht möglich gewesen, die Geschlechtschromosomen die Meiose hindurch zu verfolgen, da sie hier nicht heteropyknotisch sind, sondern sich ganz wie die Autosomen verhalten. Bei *Trochosa ruricola*, *Aranea diademata* und *Anyphaena accentuata* habe ich an Hand der Chromosomenzahl in der ersten Reifeteilung schliessen können, dass X_1 und X_2 als je ein Bivalent vorhanden sind. Im homogametischen Geschlecht findet demgemäss eine normale Chiasma-bildung in den beiden X-Paaren statt. Auch bei Arten, bei denen die Chromoso-

menzahl in der ersten Reifeteilung im Ei nicht genau festgestellt werden konnte (*Lycosa saccata*, *Arctosa leopardus*, *Pisaura listeri*, *Clubiona phragmitidis*, *Philodromus aureolus*) sind alle im Präparat deutlich hervortretenden Bivalente von normalem Bau. Bei *Xysticus ulmi* kann das X-Bivalent nicht von den Autosombivalenten unterschieden werden. Alle 12 Bivalente haben hier je ein terminales oder subterminales Chiasma.

4. Die Phylogenese der Geschlechtschromosomen der Spinnen.

Das offenbar seltene Vorkommen des XO-Typus in ganz verschiedenen Spinnengruppen lässt vermuten, dass dieser wenigstens bei den *Xysticus*-Arten sowie bei *Misumena*, *Myrmarachne* und *Oxyopes* sekundärer Natur ist. Das sehr wahrscheinlich metazentrische X bei *Oxyopes ramosus* könnte durch zentrische Fusion (vgl. S. 57) zweier freien X-Chromosomen entstanden sein. Bei *Dugesiella hentzi* kommt offenbar ein metazentrisches »X« vor (vgl. S. 59), da aber keine anderen Angaben über X-Chromosomen der orthognathen Spinnen bisher vorliegen, ist es nicht ratsam, etwaige Konklusionen auf Grund dieses Falles zu ziehen. Bei den drei *Xysticiden* und *Myrmarachne* ist das X akrozentrisch. Hier scheint es mir wahrscheinlich, dass ein zweites X während der phylogenetischen Entwicklung schrittweise eliminiert worden ist. Unter den *Philodromiden*, die den *Xysticiden* sehr nahe stehen, kommt es ja in den Gattungen *Philodromus* und *Tibellus* vor, dass *das eine X merkbar kürzer als das andere ist*. Es wäre natürlich von Interesse, auch andere *Xysticidengattungen*, als *Xysticus* und *Misumena*, zu untersuchen. Mein Material der Gattungen *Oxyptila* und *Coriarachne* erwies sich leider nicht anwendbar. Im Falle *Myrmarachne* ist es mir nicht möglich gewesen, Material von ganz nahestehenden Salticiden zu erhalten, da in Finnland nur eine solche, *Synangeles venator* vorkommt, die überdies äusserst selten ist.

Der bei *Tegenaria derhami* und wahrscheinlich auch bei *Micrommata viridissima* vorkommende $X_1X_2X_3$ -Typus muss ohne weiteres als sekundär angesehen werden. Ob das dritte X eventuell durch Translokation und Einschaltung von einem Autosom in den Mechanismus entstanden ist (vgl. MATTHEY 1946 a), kann nicht ohne Untersuchung von nahestehenden Arten gesagt werden.

Versucht man das Problem, wie der bei den Spinnen allgemein vorkommende X_1X_2 -Typus entstanden ist, zu lösen, gelangt man in reine Spekulation. Um wenigstens etwas festeren Grund zu erhalten, muss erstens die Beziehung zwischen X_1 und X_2 untersucht werden. WHITE (1940) hat auf Grund der Arbeiten von PAINTER (1914) und HARD (1939) den Gedanken ausgesprochen, dass X_1 mit X_2 homolog sei. Er betont, dass die X-Chromosomen bei den untersuchten Arten immer gleich lang und beide heteropyknotisch sind. White

sagt (*op. c.*, p. 331): »It almost looks as we were dealing, not with an X_1X_2 : $X_1X_1X_2X_2$ mechanism, but with an $XX:XXXX$ one; or in other words, that X_1 and X_2 are homologues throughout their whole length but are prevented from forming chiasmata in the male by their heteropyknosis.« Es sei erwähnt, dass die zwei homologen X-Chromosomen in tetraploiden Spermatozyten bei *Schistocerca gregaria* (WHITE 1933) und *Chrysochraon dispar* (KLINGSTEDT 1937) wegen Heteropyknose nicht zur Chiasmabildung fähig sind, aber in der meiotischen Prophase parallel aneinander liegen.

Dass X_1 und X_2 bei vielen Spinnen gleich lang sind, ist nicht von entscheidender Bedeutung, da die Chromosomengröße innerhalb des Sortiments bei den Spinnen in der Regel ziemlich wenig variiert. Das Verhalten der beiden X-Chromosomen in der Spermatogenese ist schon im vorigen Abschnitt eingehend besprochen worden. Dass diese in gewissen Meiosestadien voneinander attrahiert werden, kann hier auf Grund der Heteropyknose erklärt werden. Bei *Maevia vittata* (PAINTER 1914) liegen aber X_1 und X_2 schon in der letzten Gonienteilung nahe einander. Dies spricht jedenfalls für die Homologie und sog. »somatische Konjugation«.

In der Ovogenese sind die X-Chromosomen, nach den allerdings nicht vielen Stichproben zu schliessen, nicht heteropyknotisch. Im Leptotänstadium der Oozyte sind also vier X-Chromonemata vorhanden, die von den Autosomenchromonemata nicht morphologisch unterscheidbar sind. Wenn alle vier homolog wären, könnte die Bildung eines X-Quadrivalents oder eventuell eines X-Trivalentes (ein Trivalent und ein Univalent) möglich sein, aber nur wenn wenigstens zwei sog. »pairing blocks« (DARLINGTON & MATHER 1932; DARLINGTON 1937; KLINGSTEDT 1937) in den X-Chromosomen vorhanden sind. In keinem Fall habe ich in der Ovogenese der Spinnen Multivalenten gefunden. Da es unsicher ist, ob in der untersuchten Fällen mit mehr als einem »pairing block« gerechnet werden kann, ist das Fehlen von X-Multivalenten kein Argument gegen eine Homologie der X-Chromosomen. Die Frage muss also offen bleiben. Beweise für eine generell unter den Spinnen vorhandene Homologie zwischen X_1 und X_2 sind in meinem Material indessen nicht zu finden.

Wie schon PAINTER (1914) und WHITE (1940) hervorheben, dürfte der X_1X_2 -Mechanismus bei den Spinnen sehr alt sein, da er in den allermeisten bisher untersuchten Gruppen vorkommt. Es gibt aber noch mehrere Spinnenfamilien (*Liphistiidae*, *Atypidae*, *Hypochilidae*, *Eresidae*, *Dysderidae* u.a.), bei denen keine einzige Art zytologisch untersucht worden ist.

Bei anderen Spinnentieren sind Geschlechtschromosomen bisher nur bei den Pseudoskorpionen gefunden worden (SOKOLOV 1926). Es scheint mir aber nicht klar, ob bei den letztgenannten ein metazentrisches X-Chromosom oder eventuell zwei akrozentrische im heterogametischen Männchen vorhanden

sind. Y-Chromosomen fehlen, und der Mechanismus ist also hier entweder vom Typus XO oder X_1X_2O . Bei Opilioniden (SOKOLOV 1929 a, b und 1930), Skorpionen (SOKOLOV 1913; WILSON 1931; SATO¹⁾ 1936, 1940; TOMOHIRO¹⁾ 1940; DE TOLEDO PIZA 1941; BRIEGER & GRANER 1943) und Gamasiden (SOKOLOV 1934) ist es nicht möglich gewesen, Geschlechtschromosomen in der Spermatogenese zu entdecken. Von einer Opilionide, *Mitopus morio*, habe ich die erste Reifeteilung im Ei untersucht. Geschlechtschromosomen konnten nicht nachgewiesen werden (unpubliziert). Über Solifugen und Pedipalpen liegen bisher keine zytologischen Untersuchungen vor. Der Gedanke liegt nahe, das X-Doppelgebilde der Pseudoskorpionen mit X_1 und X_2 der Araneen zu homologisieren. Ob eine solche Homologie wirklich vorhanden ist, bleibt aber noch unsicher.

V. Zusammenfassung der Ergebnisse.

1. Die haploide Chromosomenzahl der in vorliegender Arbeit besprochenen 69 finnischen Spinnenarten (aus 18 verschiedenen Familien) liegt zwischen 8 und 19. Die häufigsten Zahlen sind 12, 13 und 15. In der Familie der Drassiden kommt die Zahl 12 in 7 verschiedenen Genera vor.

2. Bei allen Arten mit Ausnahme von zwei (*Aranea dumetorum* und *Dictyna arundinacea*) sind sämtliche Autosomen akrozentrisch. Bei *Aranea dumetorum* sind fünf Autosomenpaare metazentrisch, das sechste aber akrozentrisch. *Dictyna arundinacea* hat lauter metazentrische Autosomen.

3. Die 5 metazentrischen Autosomen bei *Aranea dumetorum* sind sehr wahrscheinlich durch zentrische Fusion akrozentrischer Chromosomen entstanden.

4. Alle untersuchten Arten sind im männlichen Geschlecht heterogametisch. Bei 62 Arten aus 15 verschiedenen Familien sind beim Männchen zwei X-Chromosomen vorhanden. Der Mechanismus der Geschlechtsbestimmung ist hier vom Typus X_1X_2O .

5. Bei *Tegenaria derhami* sind drei X-Chromosomen beim Männchen vorhanden.

6. Bei *Oxyopes ramosus*, *Xysticus viaticus*, *X. ulmi*, *Misumena vatia* und *Myrmarachne formicaria* kommt nur ein X-Chromosom beim Männchen vor. Der Geschlechtschromosomenmechanismus ist vom Typus XO.

7. Das X-Chromosom bei *Oxyopes ramosus* ist sehr wahrscheinlich metazentrisch. Bei den übrigen 68 hier untersuchten Spinnenarten sind die X-Chromosomen (bzw. das X-Chromosom) akrozentrisch.

¹⁾ Nach WHITE (1945) zitiert.

8. Bei den Arten mit zwei X-Chromosomen beim Männchen sind X_1 und X_2 meistens etwa gleicher Länge und derselben Größenordnung wie die Mehrzahl der Autosomen im Sortiment. Nur bei einigen *Philodromiden* ist ein auffallender Größenunterschied zwischen X_1 und X_2 beobachtet worden.

9. Die X-Chromosomen sind in der meiotischen Prophase beim Männchen heteropyknotisch. Bei *Xysticus* und *Misumena* ist das X-Chromosom im Zygotän und Pachytän weniger stark kondensiert als die X-Chromosomen anderer Spinnen.

10. Die während der meiotischen Prophase besonders im späteren Pachytän und im Diplotän wirkende Attraktion zwischen X_1 und X_2 des Männchens (bei Arten mit zwei X-Chromosomen) steht sehr wahrscheinlich im Zusammenhang mit der Heteropyknose.

11. In der ersten Reifeteilung der Spermatogenese gelangen X_1 und X_2 zum selben Pol. Keine Abnormitäten hinsichtlich der Verteilung der X-Chromosomen sind beobachtet worden. X_1 und X_2 haben offenbar schon in der Metaphase ihre »aktiven« Bewegungen gegen den Pol beendet.

12. In der Oogenese verhalten sich die X-Chromosomen ganz wie die Autosomen und sind nicht heteropyknotisch. Es ist hier nicht möglich gewesen die X-Chromosomen zu identifizieren. Dass bei den Weibchen der Arten, die den X_1X_2 -Typus vertreten, zwei Paar X-Chromosomen vorhanden sind, wurde durch Zählung der Chromosomen in der ersten Reifeteilung im Ei bei *Trochosa ruricola*, *Aranea diademata* und *Anyphaena accentuata* nachgewiesen. Die vier X-Chromosomen des Weibchens bilden hier 2 ganz normale Bivalente, die von den Autosombivalenten nicht zu unterscheiden sind. In keinem Fall sind X-Multivalente gefunden worden.

13. Die in der vorliegenden Arbeit diskutierte Frage der eventuellen Homologie zwischen X_1 und X_2 bleibt offen. Kein sicherer Beweis für eine solche Homologie liegt vor.

14. Der XO-Mechanismus ist wahrscheinlich in den in Punkt 6 erwähnten Fällen sekundär aus dem X_1X_2 -Mechanismus entstanden.

15. In den präleptotänen Prochromosomen lässt sich bei den hier untersuchten Arten die von HARD (1939) bei *Schizocosa* beobachtete longitudinale Spalte nicht sicher wahrnehmen.

16. In der Regel kommt bei den Spinnenarten mit akrozentrischen Chromosomen nur ein Chiasma in jedem Bivalent vor. Bei *Aranea dumetorum* bilden die metazentrischen Chromosomen oft Ringbivalente mit zwei Chiasmata. Bei *Dictyna arundinacea* sind nur Bivalente mit einem Chiasma gefunden worden.

17. In der Regel ist das Chiasma noch in der Metaphase der ersten Reifeteilung interstitiell. Bei *Micaria decorata* ist sehr wahrscheinlich eine proximale Chiasmalokalisation vorhanden.

18. In der Ovogenese sind die Diplonemata, wenn sie nach der Wachstumsperiode wieder FEULGEN-positiv werden, lang und dünn wie im Leptotän.

19. Die Reifeteilungen erfolgen sowohl in der Spermatogenese als in der Ovogenese präreduktionell.

Nachtrag.

Als vorliegende Arbeit schon in der Korrektur vorlag, erschien von K. PÄTAU »X-segregation and Heterochromasy in the Spider *Aranea Reaumuri*» (Heredity, 2, p. 76—109, 1948). Der Verfasser beschreibt hier ausser der Spermatogenese auch einige Stadien der Ovogenese. Seine Beobachtungen stehen in guten Einklang mit den meinigen an *Aranea foliata* und *A. diademata*. Eine Hypothese darüber, wie der X_1X_2 -Mechanismus bei den Spinnen entstanden ist, wird vorgeführt.

VI. Summary.

The work deals with the chromosomes of 69 Finnish species of spiders belonging to 18 families. In all these species spermatogenesis has been investigated, but in some of them also certain stages of oögenesis. A more detailed description of spermatogenesis and oögenesis in the lycoside spider *Trochosa ruricola* is given. In many spiders it has been possible to find all stages from spermatogonia to sperms in the same individual. If the species in question was not of any special interest, only one or two specimens were investigated. Certain species, which appeared to be in some way or other cytologically exceptional, have been studied on more material.

The chief purpose of this work has been to study the sex-chromosomes and their behaviour in meiosis. Also some questions in connection with chromosome number and with meiosis have been considered.

The spermatogonial and other mitotic metaphases being in the majority of cases very unfavourable for chromosome counts, these have been made in the first or second maturation division in the male.

The haploid chromosome number varies from 8 to 19. The most common numbers are 12, 13 and 15. In the family *Drassidae* 12 chromosomes have been found in 7 genera. The lycosids (16 species examined) show 12 to 15 chromosomes. In all the species of spiders investigated except two the autosomes are all acrocentric. In *Aranea dumetorum* there are 5 metacentric and one acrocentric pair. All other (7) argiopids in the material have 11 acrocentric pairs. Among these species is *Aranea foliata*, a species closely related to *A.*

dumetorum. The number of the «chromosome arms» being in both cases the same, it is very probable that the metacentrics in *A. dumetorum* have arisen through centric fusion of acrocentric chromosomes. In *Dictyna arundinacea* all the autosomes are metacentric.

In all spiders examined the male is the heterogametic sex. In 62 species belonging to 15 different families there are two sex-chromosomes in the male, X_1 and X_2 , and the type of sex-determination is X_1X_2O . In *Tegenaria derhami* three X-chromosomes have been found, which confirms earlier investigations (SOKOLSKA 1925). *Micrommata viridissima* probably belongs to the same type. In *Oxyopes ramosus*, two *Xysticus* species, *Misumena vatia*, and *Myrmarachne formicaria* only one X-chromosome has been found. In *Oxyopes ramosus* it consists of two parts and is probably metacentric. In the other cases the X is acrocentric.

In almost all the species investigated X_1 and X_2 are approximately of the same length but in some *philodromids* one X is remarkably shorter than the other. The sex-chromosomes being in most cases of the same size and shape as autosomes, they can only be distinguished from the latter by their behaviour and differential condensation in certain stages. In the meiosis of the male they are heteropycnotic. The single X in *Xysticus* and *Misumena* is much less spiralised in zygotene and pachytene than the X-chromosomes in corresponding stages in other spiders. In the species with two X-chromosomes they lie near the nuclear membrane during the synaptic period and often close together at the proximal pole in pachytene. In diplotene, diakinesis and not infrequently in the first metaphase they are still close together. The attraction between X_1 and X_2 in pachytene and diplotene is very probably due to their heteropycnosis. In later stages their separation is obviously hindered or delayed by cohesion.

In the first maturation division they segregate to the same pole, as shown by earlier investigators. It seems as if the two X-chromosomes have finished their movements towards the pole before the autosomes begin to separate. No abnormalities in the distribution of the two X-chromosomes have been observed. In the second division they divide equationally.

In the female, the sex-chromosomes, at least in the few cases examined, behave just like the autosomes and are not heteropycnotic in meiosis. They cannot be distinguished from the autosomes and their presence can only be established by counting the chromosomes. In cases of the X_1X_2 -condition it has been possible to make exact counts in the first maturation division of *Trochosa ruricola*, *Aranea diademata* and *Anyphaena accentuata*. The results show that the four X-chromosomes of the female must have formed two quite normal bivalents, which cannot be distinguished from the autosome bivalents. In no case have X-multivalents been found.

The question of a possible homology between X_1 and X_2 taken up by WHITE (1940) has been discussed. No evidence for a total homology has been found.

It seems useless to speculate as to how the X_1X_2 -mechanism of the spiders arose. The XO-mechanism in *Oxyopes*, *Xysticus*, *Misumena* and *Myrmarachne* has very probably arisen from the X_1X_2 -type.

The behaviour of the autosomes in the meiosis of spiders in most of the cases examined is very similar and does not differ essentially from descriptions of earlier investigations. There are, however, the following points worth mentioning.

1. In the preleptotene »chromosome blocks», which have been found in many species in the material and are previously known from the lycosid *Schizocosa* (HARD 1939), it has not been possible, even in the more favourable material (*Trochosa*, *Evarcha*), to discern any longitudinal split. These chromosome blocks also occur in oögenesis at the corresponding stage (*Trochosa*, *Lycosa*).

2. As a rule only one chiasma is formed in each bivalent. In the species with only acrocentric chromosomes ring bivalents with two chiasmata occur very rarely and in these cases only in one or two chromosome pairs of the complement. In almost all the spiders investigated, the single chiasma is interstitial in the bivalents in metaphase. The most common type is the V-shaped (polar view in metaphase) bivalent, where the chiasma is situated in the proximal half of the chromosomes. In *Micaria decorata* (*Clubionidae*) the chiasmata are probably proximally located in all autosomes. The metacentric autosomes in *Aranea dumetorum* very frequently form ring bivalents, but this is not the case in *Dictyna arundinacea*, where no ring bivalents have been observed.

3. In oögenesis, when the diplotene chromosomes again become visible after the growth period, they are not more coiled than in a leptotene. No typical diakinesis has been found in oögenesis.

4. In all the spiders examined the first maturation division is reductional, the second equational, then the centromeres divide after the first maturation division.

Literatur.

- BALBIANI, E. G., 1873. Mémoires sur le Développement des Aranéides. — Ann. des. Sci. natur., 5. s. Zool., **18**: 1—91.
- VAN BAMBEKE, CH., 1897. Recherche de l'Ovocyte de *Pholcus phalangoides* — Arch. de Biol., **15**: 511—598.
- BELAR, K., 1929. Beiträge zur Kausalanalyse der Mitose. III. Untersuchungen an den Staubfadenhaarzellen und Blattmeristemzellen von *Tradescantia virginica*. — Z. Zellforsch. mikr. Anat. **10**: 73—134.
- BERRY, E. H., 1906. The «Accessory Chromosome» in *Epeira*. — Biol. Bull., **11**: 193—201.
- BRIEGER, F. G. & GRANER, E. A., 1943. On the cytology of *Tityus bahiensis* with special reference to meiotic prophase. — Genetics, **28**: 269—274.
- BÖSENBERG, H., 1904. Zur Spermatogenese bei den Arachnoiden. — Zool. Anz. **28**: 116—120.
- BÖÖK, J. A., 1945. Cytological Studies in *Triton*. — Hereditas, **31**: 177—220.
- CARNOY, J. B., 1885. La cytodierèse chez les arthropodes. — La Cellule, **1**: 189—440.
- CHARLTON, H. H., 1921. The spermatogenesis of *Lepisma domestica*. — J. Morphol., **35**: 381—423.
- CHICKERING, A. M. & HARD, W. L., 1935. Notes on the spermatogenesis of spiders. — Pap. Mich. Acad. Sci., **20**: 589—595.
- DARLINGTON, C. D., 1937. Recent Advances in Cytology. — Second edition. London, Churchill.
1940. The origin of isochromosomes. — J. Genetics, **39**: 351—361.
1945. The Mechanism of Mitosis. — John Innes Hortic. Inst., Annual Rep., **35**: 15.
- DARLINGTON, C. D. & MATHER, K., 1932. The Origin and Behaviour of Chiasmata. III. Triploid *Tulipa*. — Cytologia, **4**: 1—15.
- FEDERLEY, H., 1937. Fusion zweier Chromosomen als Folge einer Kreuzung. — Acta Soc. p. F. & Fl. Fenn., **60**: 685—695.
1938. Chromosomenzahlen finnländischer Lepidopteren. I. *Rhopalocera*. — Hereditas, **24**: 397—464.
1943. Zytogenetische Untersuchungen an Mischlingen der Gattung *Dicranura* B. (Lepidoptera). — Ibid. **29**: 205—254.
1945. Eine eigentümliche genealogische Reihe von *Pygaera*-Bastardzuchten. — Arch. d. Julius Klaus-Stift. f. Vererbungsforsch., Ergänzungsbd **20**: 42—58.
- GERHARDT, U. & KÄSTNER, A., 1941. Ordnung der Araneae. — KÜKENTHAL, W., Handbuch der Zoologi, III, **2** (2): 394—656.
- GOLDSMITH, W. M., 1919. A comparative study of the chromosomes of the tiger beetles (*Cicindelidae*). — J. Morphol., **32**: 437—487.
- GROSS, J., 1904. Die Spermatogenese von *Syromastes marginatus* L. — Zool. Jhb., Anat., **20**: 439—498.
- HALDANE, J. B. S., 1931. The cytological basis of genetical interference. — Cytologia, **3**: 54—65.

- HARD, W. L., 1939. The spermatogenesis of the lycosid spider *Schizocosa crassipes* (Walckenaer). — J. Morphol., **65** : 121—154.
- HONDA, H., 1921. Spermatogenesis of Aphids; the fate of the smaller secondary spermatocytes. — Biol. Bull., **40** : 349—369.
- JANSSEN, F. A., 1924. La Chiasmotypie chez les insectes. Spermatogenese dans (1) *Stetophyma grossum* L., (2) *Chrothippus parallelus* Zett. — La Cellule, **34** : 135—359.
- JUNKER, H., 1923. Cytologische Untersuchungen an den Geschlechtsorganen der halbwittrigen Steinfliege *Perla marginata* (Panzer). — Arch. Zellforsch., **17** : 185—259.
- KING, S. D., 1925. Spermatogenesis in a spider (*Amaurobius* sp.). — Nature, London, **116** : 574—575.
- KLINGSTEDT, H., 1933. Chromosomenstudien an Neuropteren. I. Ein Fall von heteromorphen Chromosomenpaaren als Beispiel von Mendeln der Chromosomen. — Mem. Soc. p. F. & Fl. Fenn., **10** : 3—11.
1937. On some tetraploid spermatocytes in *Chrysochaera dispar* (Orth.). — Ibid., **12** : 194—209.
1939. Is the synaptic period of meiosis a modified mitosis? — Comm. Biol., **7** : XII : 1—9.
- KOCH, A., 1929. Studien über den Dotterkern der Spinnen. — Z. Zellforsch. mikr. Anat., **8** : 296—360.
- LINDNER, E., 1914. Über die Spermatogenese von *Schistosomum haematobium* Bilh. (*Bilharzia haematobia* Colb.) mit besonderer Berücksichtigung der Geschlechtschromosomen. — Arch. Zellforsch., **12** : 516—538.
- MATTHEY, P., 1946a. Communication préliminaires sur les Chromosomes des Plécoptères. — Experimentia, **2** : XII : 1—4. Basel.
- 1946b. Etudes sur les Chromosomes de Plécoptères I. Les hétérochromosomes de *Perla maxima* Scop. et de *P. cephalotes* Curt. — Arch. d. Julius Klaus-Stift. f. Vererbungsforsch., **21** : 295—299.
- MONTGOMERY, T. H., 1905. Spermatogenesis of *Syrbula* and *Lycosa*, with general consideration upon chromosome reduction and the heterochromosomes. — Proc. Acad. Nat. Sci. Phil., **57** : 162—205.
1908. On the Maturation and Fertilization of the Egg of *Theridium*. — Zool. Jhb., Morphol., **25** : 236—250.
- MORGAN, T. H., 1909. A biological and cytological study of sex determination in Phylloxera and Aphids. — J. exp. Zool., **7** : 239—352.
- OKSALA, T., 1944. Zytologische Studien an Odonaten. I. Chromosomenverhältnisse bei der Gattung *Aeschna* mit besonderer Berücksichtigung der postreduktionellen Teilung der Bivalente. — Ann. Acad. Sci. Fenn., A, IV, **4** : 1—64.
- ÖSTERGREN, G., 1945. Equilibrium of trivalents and the mechanism of chromosome movement. — Hereditas, **31** : 498.
- PAINTER, T. S., 1914. Spermatogenesis in spiders. — Zool. Jhrb., Anat. u. Ontog. d. Tiere, **38** : 509—576.
- PALMGREN, P., 1939. Die Spinnenfauna Finnlands. I. *Lycosidae*. — Acta Zool. Fenn., **25** : 1—86.
1943. Idem. II. *Pisauridae*, *Oxyopidae*, *Salticidae*, *Clubionidae*, *Anyphaenidae*, *Sparassidae*, *Ctenidae*, *Drassidae*. — Ibid. **36** : 1—112.
- PERROT, J. L., 1933. La spermatogénèse et l'ovogénèse de *Lepisma (Thermobia) domestica*. Hétéropycnose dans un sexe homogamétique. — Z. Zellforsch. mikr. Anat., **18** : 573—592.
- PFALER-COLLANDER, E., 1941. Vergleichend-karyologische Untersuchungen an Lygaeiden. — Acta Zool. Fenn., **30** : 1—116.

- DE TOLEDO PIZA, S., 1941. Chromosomes with two spindle attachments in the Brazilian scorpion (*Tityus bahiensis* Perty). — J. Heredity, **32**: 423—426.
- REUTER, E., 1930. Beiträge zu einer einheitlichen Auffassung gewisser Chromosomenfragen mit besonderer Berücksichtigung der Chromosomenverhältnisse in der Spermatogenese von *Alydus calcharatus* L. (Hemiptera). — Acta Zool. Fenn., **9**: 1—487.
- RIS, H., 1943. A quantitative study of anaphase movement in the aphid *Tamalia*. — Biol. Bull., **85**: 164—178.
- ROBERTSON, W. R. B., 1916. Chromosome Studies. I. Taxonomic relationships shown in chromosomes of *Tettigidae* and other subfamilies of the *Acrididae*. — J. Morphol., **27**: 279—332.
- ROEWER, C. F., 1929. Echte oder Webespinnen, *Araneae*. — BROHMER, P., EHRMANN, P. & ULMER, G. Die Tierwelt Mitteleuropas. III, **4**: 1—144.
- RÜCKERT, J., 1892. Zur Entwicklungsgeschichte des Ovarialeies bei Selachiern. — Anat. Anz., **7**: 107—158.
- SATO, I., 1936. On chromosomes in spermatogenesis of the scorpion *Buthus martensii* Karsch. — Zool. Mag., Tokyo, **48**: 956—957.
1940. Studies on the cytoplasmic phenomena in the spermatogenesis of the oriental scorpion, *Buthus martensii*, with special reference to the structure of the chondriosome ring and dictyokinesis. — J. Sci. Hiroshima Univ., Ser. B, I, **8**: 1—116.
- SCHRADER, F., 1941. Heteropyknosis and non-homologous association of chromosomes in *Edessa irrorata* (Hemiptera, Heteroptera). — J. Morphol., **69**: 587—604.
1946. Mitosis. The movement of chromosomes in cell division. — (Biol. Series, XIV) 1—110. Second edition. Columbia.
1947. The role of the kinetochore in the chromosomal evolution of the Heteroptera and Homoptera. — Evolution (Int. J. of Organic Evolution), **1**: 133—142.
- SOKOLOW, I., 1913. Untersuchungen über die Spermatogenese bei den Arachniden. I. Über die Spermatogenese der Skorpione. — Arch. Zellforsch., **9**: 399—432.
1926. Idem. II. Über die Spermatogenese der Pseudoskorpione. Z. Zellforsch. mikr. Anat., **3**: 615—681.
- 1929a. Idem. III. Über die Spermatogenese von *Nemastoma lugubre* (Opiliones). — Ibid. **18**: 617—654.
- 1929b. Idem. IV. Über die Spermatogenese der Phalangiden (Opiliones). — Ibid. **10**: 164—194.
1934. Idem. V. Über die Spermatogenese der Parasitidae (*Gamasidae*, Acari). — Ibid. **21**: 42—109.
- SOKOLSKA, J., 1925. Les Hétérochromosomes pendant la Spermatogénèse de l'Araignée domestique (*Tegenaria domestica* Cl.). — Bull. Int. Acad. Cracovie (Cl. Sc. Math. Nat.), **3** B, 477—491.
- SUOMALAINEN, E., 1946. Die Chromosomenverhältnisse in der Spermatogenese einiger Blattarien. — Ann. Acad. Sci. Fenn., A, **IV**, **10**: 1—60.
- SVÄRDSON, G., 1945. Chromosome studies on Salmonidae. — Medd. St. undersökn.- o. försöksanst. f. sötvattensfisket, Stockholm, **23**: 1—151.
- TOMOHIRO, M., 1940. On the chromosomes of the harvester, *Gagrellopsis nodulifera* (Arachnoidea). — J. Sci. Hiroshima Univ., Ser. B, I, **7**: 157—168.
- WAGNER, J., 1896a. Einige Beobachtungen über die Spermatogenese bei den Spinnen. — Zool. Anz., **19**: 188—190.
- 1896b. Beobachtungen über Spermatogenese bei Spinnen. — Travaux. Soc. Imp. Nat. St. Petersb., Sci. Zool. & Physiol., **26**: II, 82—98.

- WALLACE, L. B., 1900. The accessory chromosome in the spider. — *Anat. Anz.*, **18** : 327—329.
1905. The spermatogenesis of the spider. — *Biol. Bull.*, **8** : 169—188.
1909. The spermatogenesis of *Agalena naevia*. — *Ibid.* **17** : 120—160.
- WALTON, A. C., 1924. Studies on nematode gametogenesis. — *Z. Zell.- u. Gewebelehre*, **1** : 167—239.
- WARREN, E., 1925. Spermatogenesis of spiders and the chromosome hypothesis of heredity. — *Nature*, London, **116** : 359—396.
1926. On the Habits, Egg-sacs, Oögenesis and Early Development of the Spider *Palystes natalius* (Karsch). — *Ann. Natal Mus.*, **5** : 303—349.
1928. The Comparative Histology of the Testis and the Origin of the Spermatozoa in Certain South African Spiders. — *Ibid.* **6** : 1—88.
1929. The Activity of Unfertilized and of Certain Abnormal Eggs of *Palystes natalius* (Karsch). — *Ibid.* **6** : 265—293.
1930. Multiple spermatozoa and the chromosome hypothesis of heredity. — *Nature*, London, **125** : 973—974.
- WHITE, M. J. D., 1933. Tetraploid spermatocytes in a locust, *Schistocerca gregaria*. — *Cytologia* **5** : 135—139.
1936. Chiasma-localisation in *Mecostethus grossus* L. and *Metrioptera brachyptera* L. (Orthoptera). — *Z. Zellforsch. mikr. Anat.*, **24** : 128—135.
1940. The origin and evolution of multiple sex-chromosome mechanisms. — *J. Genetics*, **40** : 303—336.
1945. *Animal Cytology, Evolution*. — Cambridge.
- WILSON, E. B., 1909a. Studies on chromosomes. IV. The «accessory» chromosome in *Syromastes* and *Pyrrhocoris* with comparative review on the types of sexual difference of the chromosome groups. — *J. Exp. Zool.*, **6** : 69—99.
- 1909b. The female chromosome groups in *Syromastes* and *Pyrrhocoris*. — *Biol. Bull.*, **16** : 199—204.
1931. The distribution of the sperm-forming material in scorpions. — *J. Morphol.*, **52** : 429—483.

TAFELERKLÄRUNGEN.

Die Zeichnungen sind, wenn nichts anderes angegeben wird, mit Hilfe des Objektivs 90, des Okulars 25 × und des ABBE-Zeichenapparats (alles ZEISS) auf der Höhe des Arbeitstisches ausgeführt worden. Die Vergrößerung beträgt nach dem Klischieren etwa 2400 fach. Die photographischen Aufnahmen (Taf. XIII) wurden mit dem ZEISSschen Phokuss-Apparat unter Verwendung des Objektivs 120 und der Negativlinse H (6,2 ×) gemacht. Die Kopien sind 3fache (in Fig. 263 2fache) Vergrößerungen der Negative.

In einigen Zeichnungen sind tiefer im Präparat liegende Chromosomen (bzw. Chromatiden) schraffiert.

X — X-Chromosom(en), m — Mikrochromosom, p — Planosom.

Verkürzungen im Text: Az — Azetokarmin, BAB — BOUIN-ALLEN-BAUER, BDB — BOUIN-DUBOSCQ-BRASIL, Be — Benda, Brd — Bordeaux-R, Chr. — Chromosomen, Flg — FEULGEN, Hd — Eisenalaunhämatoxylin nach HEIDENHAIN, Lg — Lichtgrün, Ra — RANDOLPH, Sa — SANFELICE, Sfr — SAFRANIN.

TAFEL I.

- Fig. 1—12. *Lycosidae*, Metaphasen der I. Spermatozytenteilung.
 Fig. 1—2. *Trochosa ruricola*, 14 Chr.
 Fig. 3. *Arctosa leopardus*, 12 Chr. (nur die Autosomen).
 Fig. 4. *Lycosa saccata*, 15 Chr.
 Fig. 5. *Lycosa monticola*, 15 Chr.
 Fig. 6. *Lycosa fluviatilis*, 15 Chr.
 Fig. 7. *Tarentula aculeata*, 15 Chr. Strichpr. (BDB + Fig).
 Fig. 8. *Tarentula pulverulenta*, 15 Chr.
 Fig. 9. *Pirata uliginosus*, 13 Chr. Strichpr. (Az.).
 Fig. 10. *Lycosa tarsalis*, 15 Chr. Strichpr. (BDB + Fig).
 Fig. 11. *Xerolycosa miniata*, 12 Chr.
 Fig. 12. *Xerolycosa nemoralis*, 14 Chr.
 Fig. 13—20. *Lycosidae*, Metaphasen der II. Spermatozytenteilung.
 Fig. 13. *Trochosa ruricola*, 14 Chr., 1 Planosom.
 Fig. 14. *Trochosa ruricola*, 12 Chr.
 Fig. 15. *Tarentula pulverulenta*, 15 Chr.
 Fig. 16. *Tarentula pulverulenta*, 13 Chr.
 Fig. 17—18. *Lycosa monticola*, 15 Chr.
 Fig. 19. *Lycosa saccata*, 13 Chr.
 Fig. 20. *Pirata piraticus*, 12 Chr.

TAFEL II.

- Fig. 21—22. *Lycosa riparia*, Blastomerenmitose. Fig. 21 Metaphase, Profil, Fig. 22 Anaphase.
 Fig. 23—24. *Trochosa ruricola*, somatische Mitosen, Metaphaseplatten. Fig. 23 aus einer Gewebe im Abdomen eines adulten Weibchens. 28 Chr. Fig. 24 aus einem mehrere Tage alten Ei.
 Fig. 25. *Lycosa saccata*, primäres Spermatogonium.
 Fig. 26. *Tarentula pulverulenta*, sekundäres Spermatogonium.
 Fig. 27. *Trochosa ruricola*, späte Prophase einer Spermatogonienteilung.
 Fig. 28. *Lycosa saccata*, spermatogoniale Metaphase, 28 Chr.
 Fig. 29—36. *Trochosa ruricola*, Spermatogenese.
 Fig. 29. Gonientelophase, Planosomen!
 Fig. 30—31. Präleptotänes Stadium.
 Fig. 32. Leptotän.
 Fig. 33—34. Zygotän.
 Fig. 35—36. Pachytän.

TAFEL III.

- Fig. 37—42. *Trochosa ruricola*, Spermatogenese.
 Fig. 37. Spätes Pachytän.
 Fig. 38—41. Diplotän.
 Fig. 42. Diakinese.

- Fig. 43. *Lycosa saccata*, Spermatogenese, sämtliche Chromosomen (15) eines Kerns im Diakinesestadium.
- Fig. 44—51. *Trochosa ruricola*, Spermatogenese.
- Fig. 44. Diakinese.
- Fig. 45—47. Prometaphase der ersten Reifeteilung (Fig. 45 BAB + Flg, Fig. 46—47 BAB + Hd + Brd).
- Fig. 48—49. Metaphase der I. Reifeteilung, Profil.
- Fig. 50—51. Telophase der I. Reifeteilung. Fig. 50 Polansicht, 14 Chr., Fig. 51 Profil. »Nachhinkende« X-Chromosomen!

TAFEL IV.

- Fig. 52—54. *Trochosa ruricola*, Spermatogenese.
- Fig. 52. I. Reifeteilung, späte Telophase. Interzonale Fasern!
- Fig. 53—54. Interkinese, Zelle mit (Fig. 53) und ohne (Fig. 54) X-Chromosomen.
- Fig. 55—56. *Tarentula pulverulenta*, Interkinese. Zellen mit X-Chromosomen. Fig. 55 X-Chr. getrennt, Fig. 56 X-Chr. beisammen.
- Fig. 57—61. *Trochosa ruricola*, II. Spermatozytenteilung.
- Fig. 57. Späte Interkinese, Zellmembran noch vorhanden.
- Fig. 58. Prometaphase.
- Fig. 59. Metaphase, Profil.
- Fig. 60—61. Telophase. Fig. 60 Profil, Fig. 61 Polansicht, 14 Chr.
- Fig. 62. *Lycosa fluviatilis*, Ovogonienmetaphase.
- Fig. 63—71. *Trochosa ruricola*, Ovogenese.
- Fig. 63—64. Präleptotänes Stadium.
- Fig. 65. Leptotän.
- Fig. 66. Zygotän.
- Fig. 67—68. Pachytän. Fig. 67 BAB + Flg, Fig. 68 BAB + Sfr + Lg, Nukleolen!
- Fig. 69—70. Diplotän mit »Lampenbürstenschromosomen«.
- Fig. 71. Oozytenkern nach der Wachstumsperiode. Vergr. etwa 350 fach.

TAFEL V.

- Fig. 72—78. *Trochosa ruricola*, Ovogenese.
- Fig. 72. Diplotän nach der Wachstumsperiode.
- Fig. 73—75. Spätere Diplotänstadien.
- Fig. 76—78. I. Reifeteilung. Fig. 76 Profil, Fig. 77—78 Polansicht, 14 Chr.
- Fig. 79—80. *Lycosa fluviatilis*, II. Reifeteilung im Ei. 15 Chr. Fig. 79 Prometaphase, 5 Min. nach der Eiablage, Fig. 80 Metaphaseplatte, 15 Min. nach der Eiablage.
- Fig. 81—82. *Trochosa ruricola*, II. Reifeteilung im Ei. Fig. 81 Teilungsspindel des I. Polenkörpers, 14 Chr., Fig. 82 Spindel des Eikerns in demselben Schnitt. Telophase.
- Fig. 83. *Pisaura listeri*, I. Spermatozytenteilung, Metaphase. 15 Chr.
- Fig. 84. *Dolomedes fimbriatus*, I. Spermatozytenteilung, Prometaphase. 13 Chr. Strichpr. (BDB + Flg.).

TAFEL VI.

- Fig. 85—90. *Pisaura listeri*.
 Fig. 85. II. Spermatozytenteilung, Metaphase. 13 Chr.
 Fig. 86. I. Reifeteilung im Ei, Metaphase.
 Fig. 87—90. Spermatogenese. Fig. 87 Pachytän, Fig. 88 Diplotän, Fig. 89 Tetraden und die X-Chromosomen (Diakinese), Fig. 90 Metaphase der I. Reifeteilung, Profil.
 Fig. 91—99. *Oxyopes ramosus*, Spermatogenese.
 Fig. 91. Spermatogoniale Metaphase. 21 Chr.
 Fig. 92. I. Reifeteilung, Metaphase. 11 Chr.
 Fig. 93—94. Metaphaseplatten der II. Reifeteilung. Fig. 93 10 Chr., Fig. 94 11 Chr.
 Fig. 95. I. Reifeteilung, Metaphaseprofil.
 Fig. 96—99. Meiotische Prophase. Fig. 96 Leptotän, Fig. 97 Zygotän Fig. 98—99 Pachytän.
 Fig. 100—103. *Agyroneta aquatica*, Spermatogenese.
 Fig. 100. I. Reifeteilung, Metaphase, 13 Chr.
 Fig. 101—102. Meiotische Prophase. Fig. 101 Leptotän, Fig. 102 Zygotän.
 Fig. 103. I. Reifeteilung, Metaphaseprofil.
 Fig. 104—108. *Tegenaria derhami*, Spermatogenese.
 Fig. 104—105. Pachytän.
 Fig. 106—108. I. Reifeteilung, Metaphase, Fig. 106 Polansicht, 19 Chr., Fig. 107—108 Profilen.

TAFEL VII.

- Fig. 109. *Tegenaria derhami*, II. Spermatozytenteilung, Metaphase. 19 Chr.
 Fig. 110—113. *Hahnina nava*, Spermatogenese.
 Fig. 110. Pachytän.
 Fig. 111—113. I. Reifeteilung. Fig. 111 Metaphase, Polansicht, 18 Chr., Fig. 112 Metaphaseprofil, Fig. 113 Telophase.
 Fig. 114—119. *Theridium tepidariorum*, Spermatogenese.
 Fig. 114—115. I. Reifeteilung, Metaphase. 12 Chr.
 Fig. 116—118. Meiotische Prophase. Fig. 116 Leptotän, Fig. 118 Zygotän, Fig. 117 Pachytän, X-Chromosomen getrennt!
 Fig. 119. I. Reifeteilung, Telophase.
 Fig. 120—125. *Steatoda bipunctata*, Spermatogenese.
 Fig. 120—121. I. Reifeteilung, Metaphase. Fig. 120 Platte mit 10 Chr. (Autosomen), Fig. 121 12 Chr.
 Fig. 122. Spätes Leptotän.
 Fig. 123. I. Reifeteilung, Prometaphase 12 Chr. (Strichpr. BDB + Flg).
 Fig. 124—125. II. Reifeteilung, Metaphaseplatten. 12 Chr.
 Fig. 126—127. *Drapetisca socialis*, Spermatogenese.
 Fig. 126. Gonienmetaphase, 24 Chr.
 Fig. 127. I. Reifeteilung, Metaphase, 13 Chr.
 Fig. 128. *Linyphia sp.*, I. Spermatozytenteilung, Metaphaseplatte. 11 Chr. (Autosomen).
 Fig. 129. *Leptyphanthes minutus*, I. Spermatozytenteilung, Metaphaseplatte. 11 Chr. (Autosomen).

- Fig. 130. *Linyphia resupina domestica*, I. Spermatozytenteilung, Metaphaseprofil.
 Fig. 131—132. *Leptyphanthes minutus*, I. Spermatozyte. Fig. 131 Metaphaseprofil,
 Fig. 132 Pachytän.
 Fig. 133—135. *Gongylidium rufipes*, Strichpr. (BDB + Flg).
 Fig. 133. Polyploide Epithelzelle aus Testis.
 Fig. 134—135. I. Spermatozytenteilung, Metaphase. Fig. 134 Polansicht, 12 Chr.,
 Fig. 135 Profil, X-Chromosomen getrennt.
 Fig. 136—143. *Tetragnatha*, Spermatogenese.
 Fig. 136. *T. extensa*, Gonienmetaphase, 22 Chr. Strichpr. (BDB + Flg).
 Fig. 137—138. *T. extensa*, I. Reifeteilung, Metaphase. Fig. 137 Polansicht 12 Chr.
 Strichpr. (BDB + Flg), Fig. 138 Profil.
 Fig. 139—141. II. Reifeteilung, Metaphaseplatten. Fig. 139 *T. extensa* 10 Chr., Fig.
 140 *Tetragnatha* sp., 12 Chr., Fig. 141 *T. extensa*, 12 Chr.
 Fig. 142. *T. extensa*, spätes Leptotän.
 Fig. 143. *Tetragnatha* sp., Diakinese. Ringbivalente! Strichpr. (BDB + Flg).

TAFEL VIII.

- Fig. 144—146. *Aranea dumetorum*, Spermatogonien. Fig. 144—145 Metaphaseplatten,
 14 Chr., Fig. 146 späte Prophase.
 Fig. 147. *Aranea foliata*, spermatogoniale Metaphase. 24 Chr.
 Fig. 148—154. Metaphasen der I. Spermatozytenteilung von Argiopiden.
 Fig. 148—149. *Aranea diademata*. Fig. 148 Polansicht, 13 Chr., Fig. 149 Profil.
 Fig. 150. *Aranea foliata*. 13 Chr.
 Fig. 151—152. *Aranea dumetorum*. 8 Chr. Fig. 151 Polansicht, Fig. 152 Profil.
 Fig. 153. *Aranea cucurbitina*. 13 Chr.
 Fig. 154. *Zilla stroemi*. 13 Chr.
 Fig. 155—169. Metaphaseplatten der II. Spermatozytenteilung von Argiopiden.
 Fig. 155. *Aranea diademata*. 11 Chr.
 Fig. 156—157. *Aranea angulata*? Fig. 156 13 Chr., Fig. 157 11 Chr.
 Fig. 158—159. *Aranea dumetorum*. Fig. 158 6 Chr., Fig. 159 8 Chr.
 Fig. 160—164. Frühere Spermatogenesestadien von Argiopiden.
 Fig. 160—162. *Aranea dumetorum*. Fig. 160 Leptotän, Fig. 161 Pachytän, Fig. 162
 Diplotän.
 Fig. 163. *Aranea diademata*, Pachytän.
 Fig. 164. *Zilla stroemi*, Diplotän.
 Fig. 165—168. *Aranea diademata*, erste Reifeteilung im Ei. Fig. 165—166 Metaphase-
 platten, 13 Chr., Fig. 167 Prometaphase, Fig. 168 Metaphaseprofil.

TAFEL IX.

- Fig. 169—172. *Aranea diademata*, abnormes Verhalten eines Autosomenpaares in der
 ersten Spermatozytenteilung. Metaphaseprofilen. Nur die Autosomen
 in Frage in den Figuren schwarz. Nach Strichpr. (BDB + Flg).
 Fig. 173. *Berlandina cinerea*, spermatogoniale Metaphase. 22 Chr.
 Fig. 174. *Berlandina cinerea*, I. Spermatozytenteilung, Prometaphase. 12 Chr.
 Fig. 175. *Haplodrassus cognatus*, I. Spermatozytenteilung, Prometaphase. 12 Chr.
 Strichpr. (Az).

- Fig. 176. *Gnaphosa muscorum*, I. Spermatozytenteilung, Metaphase. 12 Chr. Strichpr. (BDB + Flg).
 Fig. 177. *Zelotes subterraneus*, I. Spermatozytenteilung, Metaphase. 12 Chr. Strichpr. (BDB + Flg).
 Fig. 178. *Berlandina cinerea*, I. Spermatozytenteilung, Metaphaseprofil.
 Fig. 179—182. II. Spermatozytenteilung von Drassiden, Metaphaseplatten.
 Fig. 179—180. *Berlandina cinerea*, Fig. 179 12 Chr, Fig. 180 10 Chr.
 Fig. 181. *Poecilochroa variana*, 10 Chr. Strichpr. (BDB + Flg).
 Fig. 182. *Zelotes subterraneus*, 10 Chr.
 Fig. 183. *Gnaphosa muscorum*, Spermatogenese, Pachytän, Strichpr. (BDB + Flg).
 Fig. 184. *Zelotes subterraneus*, Spermatogenese, Pachytän.
 Fig. 185—189. *Micaria decorata*, Spermatogenese.
 Fig. 185. I. Reifeteilung, Metaphase. 12 Chr.
 Fig. 186—187. Meiotische Prophase. Fig. 186 Pachytän, Fig. 187 Diplotän.
 Fig. 188. Sämtliche (12) Chr. aus einem Kern im Diakinesestadium.
 Fig. 189. I. Reifeteilung, Metaphaseprofil.
 Fig. 190—192. *Clubiona phragmitidis*, Meiose.
 Fig. 190. I. Spermatozytenteilung, Metaphaseprofil.
 Fig. 191. II. Spermatozytenteilung, Metaphase. 12 Chr.
 Fig. 192. I. Reifeteilung im Ei. Metaphaseprofil.
 Fig. 193—194. *Anyphaena accentuata*, I. Spermatozytenteilung, Metaphase. Fig. 193 Polansicht, 14 Chr., Fig. 194. Profil.
 Fig. 195. *Anyphaena accentuata*, I. Reifeteilung im Ei, Metaphase, 14 Chr.
 Fig. 196. *Micrommata viridissima*, spermatogoniale Metaphase.

TAFEL X.

- Fig. 197—200. *Micrommata viridissima*, Spermatogenese. Fig. 197 Leptotän, Fig. 198 u. 199 Pachytän, Fig. 200 I. Reifeteilung, Prometaphase.
 Fig. 201. *Xysticus viaticus*, spermatogoniale Metaphase, 23 Chr.
 Fig. 202. *Xysticus viaticus*, I. Spermatozytenteilung, Metaphase, 12 Chr.
 Fig. 203. *Misumena vatia*, I. Spermatozytenteilung, Metaphase, 12 Chr.
 Fig. 204. *Xysticus viaticus*, I. Spermatozytenteilung, Metaphaseprofil.
 Fig. 205. *Xysticus ulmi*, I. Reifeteilung im Ei, Metaphase, 12 Chr.
 Fig. 206—209. *Xysticus viaticus*, Spermatogenese, meiotische Prophase. Fig. 206 Leptotän, Fig. 207 Zygotän, Fig. 208—209 Pachytän.
 Fig. 210. *Xysticus viaticus*, I. Spermatozytenteilung, Prometaphase.
 Fig. 211. *Xysticus viaticus*, II. Spermatozytenteilung, späte Anaphase.
 Fig. 212—216. *Philodromidae*, I. Spermatozytenteilung, Metaphasen.
 Fig. 212. *Philodromus aureolus*, 15 Chr.
 Fig. 213. *Philodromus emarginatus*, 15 Chr.
 Fig. 214. *Philodromus histrio*, 15 Chr.
 Fig. 215. *Philodromus laevipes*, 15 Chr.
 Fig. 216. *Tibellus oblongus*, 13 Chr.
 Fig. 217—218. *Philodromus aureolus*, Spermatogenese. Fig. 217 Zygotän, Fig. 218 Pachytän.
 Fig. 219. *Philodromus laevipes*, I. Spermatozytenteilung, Prometaphase.

- Fig. 220—222. *Philodromus aureolus*, I. Spermatozytenteilung. Fig. 220 u. 221 Prometaphase (Strichpr. BDB + Flg), Fig. 222 Metaphaseprofil.
 Fig. 223. *Philodromus laevipes*. I. Spermatozytenteilung, frühe Anaphase.

TAFEL XI.

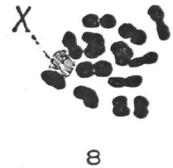
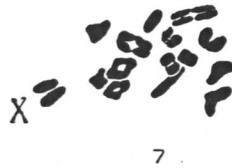
- Fig. 224. *Philodromus aureolus*, I. Spermatozytenteilung, Telophase.
 Fig. 225. *Philodromus emarginatus*, I. Spermatozytenteilung, Telophase.
 Fig. 226. *Philodromus aureolus*, I. Reifeteilung im Ei. Prometaphase.
 Fig. 227—231. *Philodromidae*, II. Spermatozytenteilung, Metaphaseplatten.
 Fig. 227—228. *Philodromus aureolus*. Fig. 227 15 Chr., Fig. 228 13 Chr.
 Fig. 229. *Philodromus emarginatus*, 15 Chr.
 Fig. 230—231. *Thanatus formicinus*. Fig. 230 13 Chr., Fig. 231 15 Chr.
 Fig. 232—237. *Salticidae*, I. Spermatozytenteilung, Metaphase.
 Fig. 232. *Salticus scenicus*, 15 Chr.
 Fig. 233. *Pseudicius encarpatus*, 15 Chr. Strichpr. (BDB + Flg).
 Fig. 234. *Evarcha falcata*, 15 Chr.
 Fig. 235. *Dendryphanthes rudis*, 15 Chr. Strichpr. (BDB + Flg).
 Fig. 236. *Sitticus terebratus*, 15 Chr.
 Fig. 237. *Myrmarachne formicaria*, Metaphaseplatte, 11 Autosomen.
 Fig. 238—241. *Evarcha falcata*, Spermatogenese. Fig. 238 Präleptotänes Stadium, Fig. 239 Leptotän, Fig. 240 Pachytän, Fig. 241a, b X-Chromosomen aus Kernen im Pachytän.

TAFEL XII.

- Fig. 242. *Evarcha falcata*, I. Spermatozytenteilung, Metaphaseprofil. Strichpr. (BDB + Flg).
 Fig. 243. *Dendryphanthes rudis*, I. Spermatozytenteilung, Metaphaseprofil. Strichpr. (BDB + Flg).
 Fig. 244—245. *Myrmarachne formicaria*. Spermatogenese. Fig. 244 Pachytän, Fig. 245 I. Reifeteilung, Metaphaseprofil.
 Fig. 246—248. *Evarcha falcata*, Spermatogenese. Fig. 246—247 Interkinese, Fig. 248 II. Reifeteilung, Metaphaseplatte 15 Chr.
 Fig. 249. *Myrmarachne formicaria*, II. Spermatozytenteilung, frühe Telophase.
 Fig. 250—256. *Dictyna arundinacea*, Spermatogenese.
 Fig. 250. Gonienmetaphase 24 (?) Chr.
 Fig. 251—253. Meiotische Prophase. Fig. 251 Zygotän, Fig. 252—253 Pachytän.
 Fig. 254. I. Reifeteilung, Metaphaseprofil.
 Fig. 255—256. II. Reifeteilung, Metaphaseplatten, Fig. 255 11 Chr., Fig. 256 13 (?) Chr.
 Fig. 257—262. Verschiedene Bivalenttypen bei den Spinnen schematisch dargestellt (oben Profil, unten Polansicht). Fig. 257—260 Chromosomen akrozentrisch, Fig. 261—262 metazentrisch. Fig. 257 V-Bivalent, Fig. 258 Kreuzbivalent, Fig. 259 Stabbivalent mit subterminalem Chiasma, Fig. 260 Ringbivalent, Fig. 261 Bivalent mit einem subterminalen Chiasma, Fig. 262 Ringbivalent.

TAFEL XIII.
(Mikrophotographien)

- Fig. 263. Polyploide Epithelzelle im Testis von *Linyphia* sp. (BAB + Flg + Lg).
Fig. 264. Zwei Spermatozyten I. Ordnung von *Trochosa ruricola*. Präleptotänes Stadium. HARDSche Prochromosomen! (BAB + Hd + Brd).
Fig. 265. I. Spermatozyten mit Ringbivalenten von *Aranea dumetorum*. Links Metaphaseprofil der I. Reifeteilung, rechts spätes Diplotän. Strichpr. (BDB + Flg).
Fig. 266. Drei Spermatozyten im späten Leptotän von *Aranea sexpunctata*. Rechts zwei isoliert im Kern liegende X-Chromosomen. (BAB + Flg).
Fig. 267. Zwei Kerne im Pachytän aus der Spermatogenese von *Trochosa ruricola*. Stark kondensierte X-Chromosomen. (BAB + Hd + Brd).
Fig. 268. Pachytän, Spermatogenese von *Xysticus viaticus*. Das X-Chromosom weniger stark kondensiert. (Be + Hd).
Fig. 269. Spermatogonienmetaphase von *Oxyopes ramosus* (Sa + Flg). Vgl. Fig. 91.
Fig. 270. I. Spermatozytenteilung, Metaphaseprofil von *Lycosa monticola*. Zwei X-Chromosomen dicht neben einander nahe dem einen Pol. (Ra + Flg + Lg).
Fig. 271. II. Spermatozytenteilung, Metaphase, von *Evarcha falcata*, 13 Chr. (BDB + Flg + Lg).
Vergr. in Fig. 263 1500 fach, in Fig. 264—271 2200fach.





21



22



23



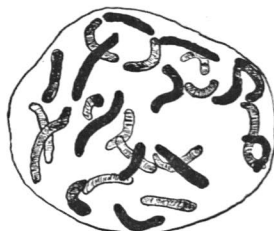
24



25



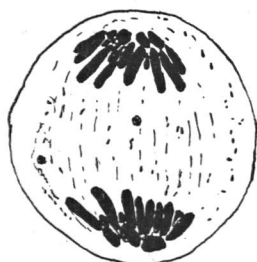
26



27



28



29



30



31



32



33



34



35



36



37



38



39



40



41



42



43



44



45



46



51



47



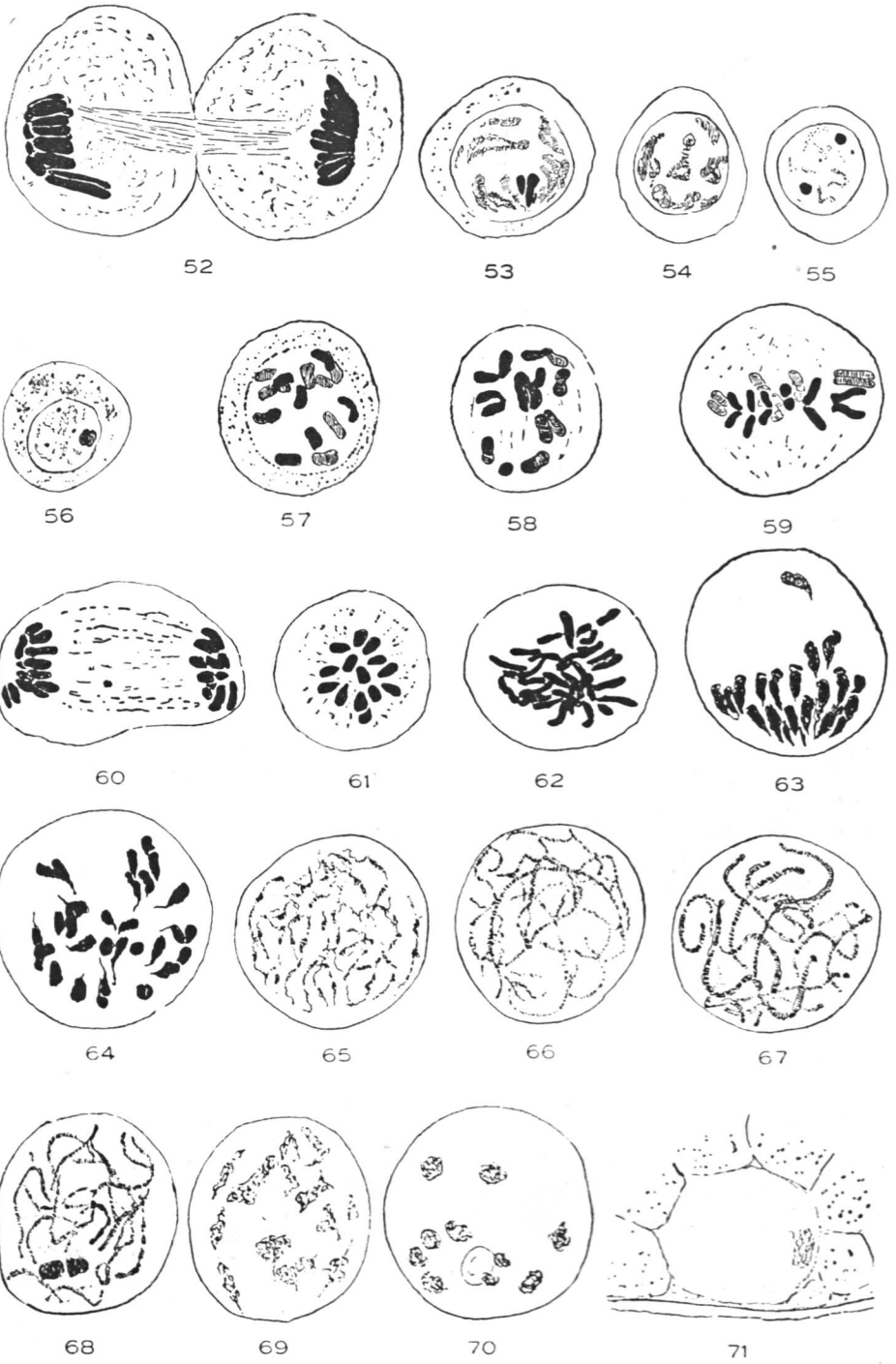
48



49



50





72



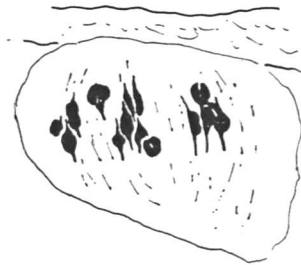
73



74



75



76



77



78



79



80



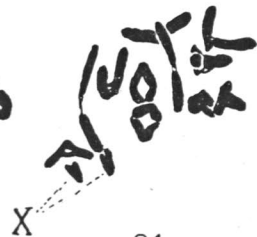
81



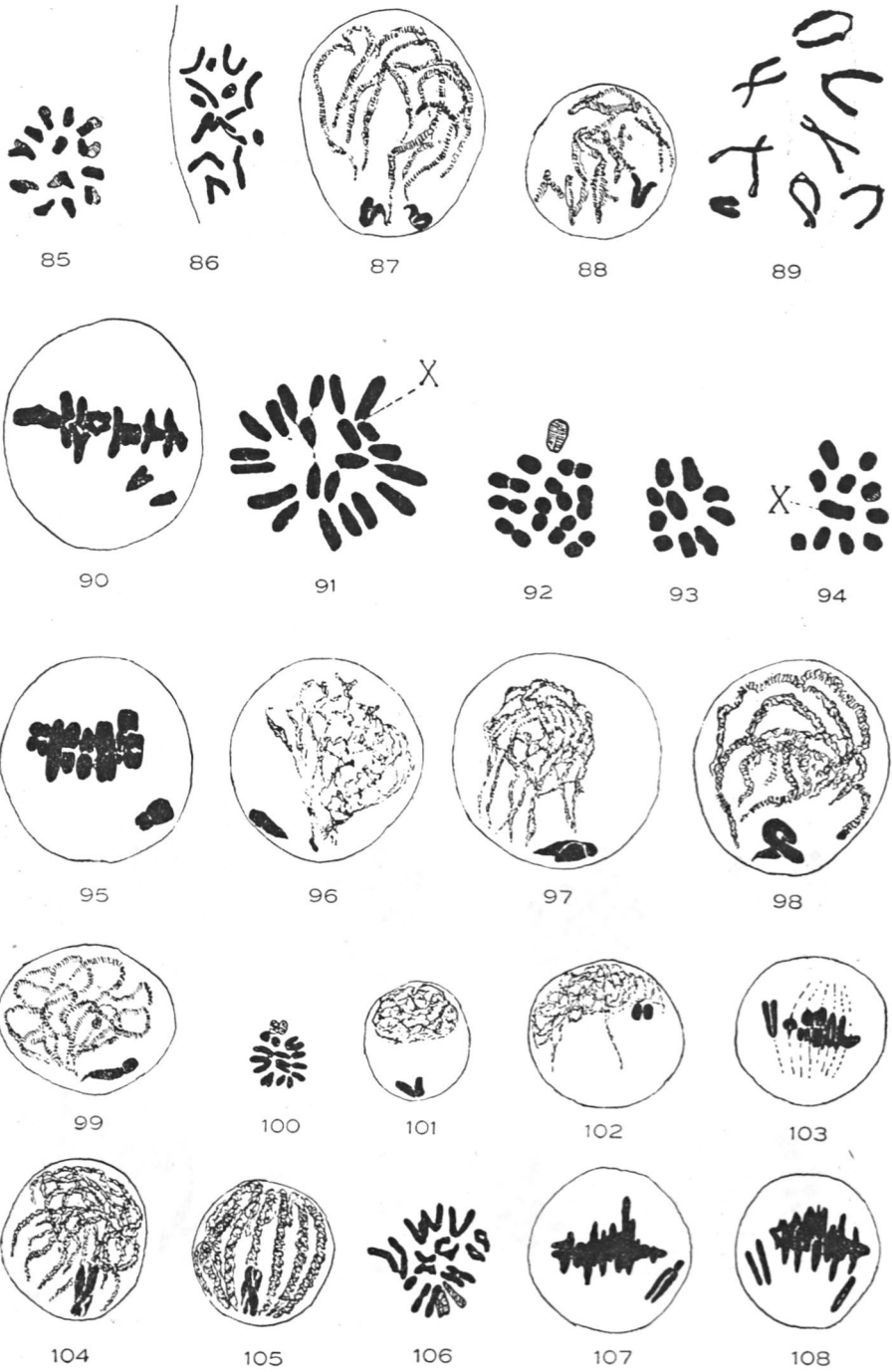
82

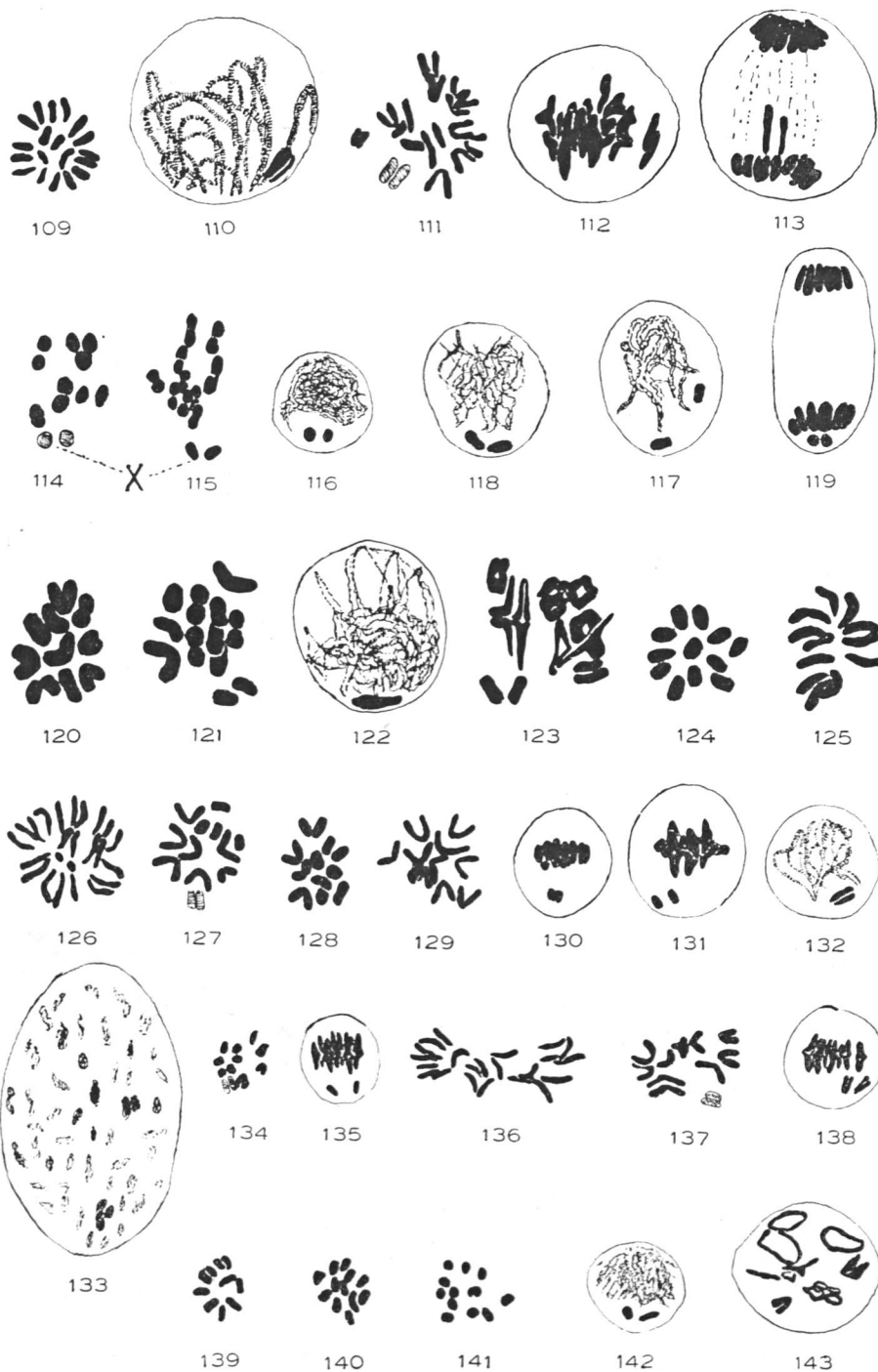


83



84







144



145



146



147



148



149



150



151



152



153



154



155



156



157



158



159



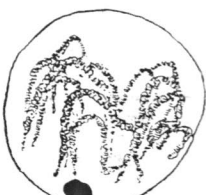
160



161



162



163



164



165



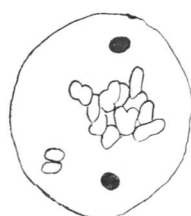
166



167



168



169



170



171



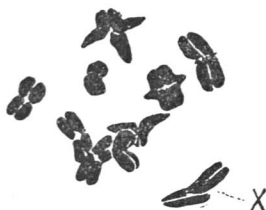
172



173



174



175



176



177



178



179



180



181



182



183



184



185



186



187



188



189



190



191



192



193



194



195



196



197



198



199



200



201



202



203



204



205



206



207



208



209



210



211



212



213



214



215



216



217



218



219



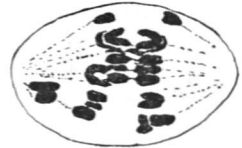
220



221



222



223



224



225



226



227



228



229



230



231



232



233



234



235



236



237



238



239

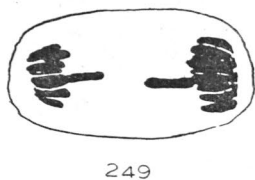
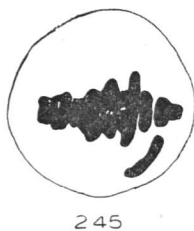


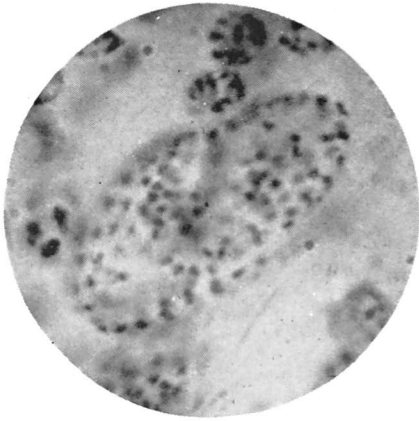
240



241a

241b





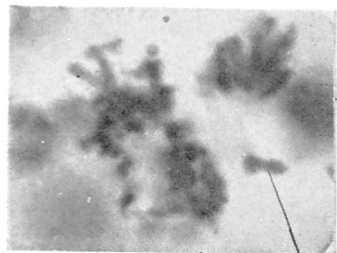
263



264

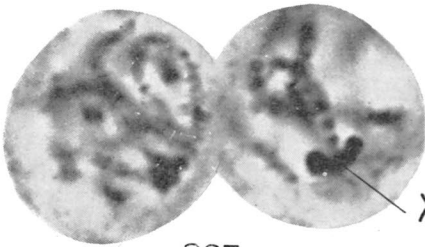


265



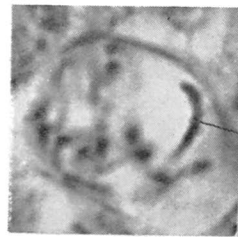
266

X



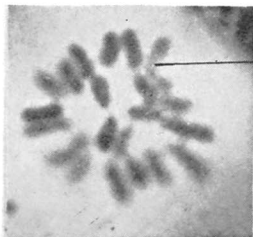
267

X



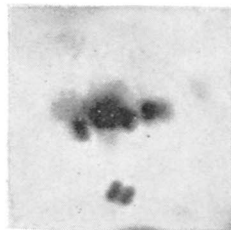
268

X



269

X



270



271

Su: munt sarjat

Acta



